CARACTÈRES COMPARÉS DU POLLEN DES ICACINACEÆ ET DES OLACACEÆ

D. Lobreau-Callen

Lobreau-Callen, D. — 30.05.1980. Caractères comparés du pollen des Icacinaceæ et des Olacaceæ, *Adansonia*, ser. 2, 20 (1) : 29-89. Paris. ISSN 0001-804X.

Résumé : Le pollen des *Olacaceæ* est comparé à celui des *Icacinaceæ*. Par l'ultrastructure de l'exine (structure grenue de la couche infratectale, sole fragmentée ou endosculptée sous la marge), le pollen des *Olacaceæ* se distingue nettement de celui des *Icacinaceæ*. La différenciation de la structure de l'exine est inverse dans les deux familles où il y a augmentation de la complexité de la structure de l'ectexine et de l'ornementation mais chez les *Olacaceæ*, il y a apparition d'endexine tandis que chez les *Icacinaceæ* au contraire, il y a perte de l'endexine.

Abstract: The pollen of *Olacaceæ* is compared to the *Icacinaceæ* one. With the ultrastructure of exine (granulated infratectale layer; fragmented or endosculpted foot-layer under the margin), the pollen of *Olacaceæ* can be clearly distinguished from the *Icacinaceæ* one. The differenciation of structure of the exine is reversed in the two families; in the *Olacaceæ*, while there is complication of the exinous structure and the ornamentation, and appearance of endexine, in the *Icacinaceæ* on the contrary there is loss of endexine.

Danielle Lobreau-Callen, Laboratoire de Phanérogamie, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

Après avoir publié de nombreuses analyses du pollen des *Icacinaceæ*, de 1969 à 1977, nous nous proposons d'étudier les rapports palynologiques que ces dernières (Célastrales) et les *Olacaceæ* (Santalales) pourraient présenter.

Pendant longtemps, les *Olacaceæ* et les *Icacinaceæ* ont été considérées comme des tribus de la famille des *Olacineæ* (ex. Bentham, 1862). Depuis Miers (1851-1854) et Baillon (1862), elles ont été le plus souvent considérées comme deux familles distinctes, les *Olacaceæ* comprenant les *Loranthineæ* et les *Santalineæ*, affines des Santalales et les *Icacinaceæ* (*Icacineæ* et *Phytocreneæ*) proches des Célastrales.

Actuellement, ces deux groupes systématiques sont distincts. Les rapports des Santalales avec les autres groupes systématiques sont très discutés : pour certains botanistes, il convient de rapprocher les Santalales des Amentifères (Pulle, 1950; Lanjouw, 1868), ou de les considérer comme des Angiospermes particulièrement archaïques et affines des Protéales (Wettstein[1], 1934; Emberger, 1960 qui sort les Olacales des Santalales

1. Pour Wettstein, les Santalales seraient plus archaïques que les Polycarpiques et auraient eu une évolution parallèle à celles des Amentifères. En outre, ces divers groupes, comme les *Tricocceæ* (Euphorbiales) sont des *Monochlamydeæ*.

en précisant qu'elles sont très proches); pour ENGLER (1894), elles sont apparentées aux Aristolochiales. Deux raisons principales justifient ces opinions : la polycotylie caractéristique de beaucoup d'*Olacaceæ*, *Loranthaceæ*..., l'extrême simplicité du périanthe réduit généralement à un cycle... Pour REED, 1955; LANJOUW, 1968... les *Olacaceæ* et familles voisines présentent des caractères particuliers (anatomie, fruits...) aux Euphorbiales (*Euphorbiaceæ*, *Buxaceæ*...).

Les Santalales sont fréquemment considérées comme très proches des Célastrales : BENTHAM, 1862; FAGERLIND, 1948; HUTCHINSON, 1960...; pour TAKHTAJAN, 1969, 1973; CRONQUIST, 1969; WALKER & DOYLE, 1975... ce sont des *Rosideæ*; pour HICKEY & WOLFE, 1975..., ce sont des *Dilleniideæ*.

Dans les Célastrales où tous les genres sont autotrophes, nous avons pu établir deux groupes polliniques :

I. Le pollen a des replis de nature endexinique, la sole est absente : Célastrales s. str. (*Goupiaceæ*, *Siphonodontaceæ*, *Celastraceæ*, *Hippocrateaceæ*, *Stackhousiaceæ*); ce groupe est affine de celui des *Rosideæ*.

II. Le pollen est dépourvu de replis d'endexine, l'enchaînement des types polliniques se fait par les variations de structure de l'exine : Célastrales s.l. (*Icacinaceæ*, *Aquifoliaceæ*, *Phellineaceæ*, *Sphenostemonaceæ*, *Oncothecaceæ*, *Salvadoraceæ*); plusieurs caractères du pollen sont communs avec ceux des *Dilleniideæ*.

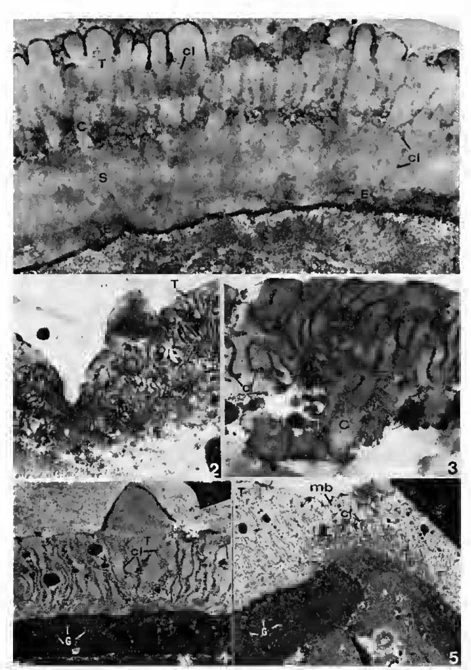
L'ordre des Santalales est composé de familles d'importance variable : *Olacaceæ* (24 genres), *Santalaceæ* (30 genres), *Loranthaceæ* (36 genres), *Opiliaceæ* (8 genres), *Medusandraceæ* (1 genre), *Balanophoraceæ* (18 genres), *Grubbiaceæ* (2 genres).

Les *Olacaceæ* possèdent des genres autotrophes (tribus des *Couleæ*, *Heisterieæ*, *Anacoloseæ p.p.*) et d'autres genres hémiparasites (tribus des *Anacoloseæ p.p.*, *Ximenieæ*, *Olaceæ*, *Aptandreæ*, *Schœpfieæ*); il en est de même chez les *Opiliaceæ*. Dans les autres familles, les genres sont parasites ou hémiparasites. Le pollen a des apertures dépourvues de replis comme le groupe II des Célastrales, donc comme les *Icacinaceæ*.

MÉTHODE D'ÉTUDE

Le pollen des *Olacaceæ* a été étudié acétolysé en 1952 par ERDTMAN alors qu'à celle même époque REED (1955) publiait ses observations sur les grains non traités des Olacales. Récemment MAGUIRE, WURDACK & HUANG (1974) puis dernièrement FEUER (1977, 1978) ont utilisé un traitement à la potasse suivi d'une acétolyse (ébullition, 1°) 10 mn dans la potasse à 10 %; 2°) 10 mn dans le mélange acétolysant après rinçages à l'acide acétique).

De manière à pouvoir comparer nos résultats sur les *Olacaceæ* avec ceux obtenus pour les *Icacinaceæ* le pollen a été acétolysé pendant une minute (sauf indication particulière dans les planches : pollen non acétolysé), afin de préserver les exines au maximum (FAEGRI & IVERSEN, 1964; ROWLEY & PRIJANTO, 1977).



Pl. 1. — **Icacinaceæ** — **Desmostachys planchonianus** Miers : **1,** exine dans un intercolpium, tectum perforé de canalicules parallèles entre eux, × 36250. — **D. brevipes** (Engl.) Sleumer : **2,** coupe transversale d'un sillon, × 16300; **3,** coupe de l'exine dans un intercolpium (par suite de la rétraction de la cellule pollinique lors de la dessication de l'échantillon, l'intine s'est décollée de l'exine et n'est donc pas visible), tectum présentant de nombreux canalicules anastomosés, × 20000. — **D. tenuifolius** Oliv. : **4,** intercolpium, tectum perforé de nombreux canalicules anastomosés, nombreux grains de sporopollenine reliés entre eux par une substance dense aux électrons, × 8200; **5,**coupe transversale d'un sillon: membrane aperturale tectale avec de nombreux canalicules de large diamètre, pas de couche infratectale, intine épaissie, × 5600.

Pour le MeT[1], dans le cas du pollen des genres *Aptandra*, *Coula*, *Phanerodiscus*, *Scorodocarpus*, l'acétolyse a été suivie d'une inclusion dans le SPURR après déshydratations à l'alcool, puis d'une double coloration à l'acétate d'uranyl et au citrate de plomb. Dans le cas des genres *Heisteria*, *Olax*, *Ptychopetalum*, *Strombosia*, *Ximenia*, le pollen collecté en herbier et réhydraté dans l'eau tiède a été fixé dans le formaldéhyde et post-fixé dans le tétroxyde d'osmium, puis inclus dans le SPURR ou l'EPON (*Ximenia*) après déshydratations à l'alcool et enfin coloré à l'acétate d'uranyl et au citrate de plomb.

Le matériel étudié provient des herbiers de Paris et de Kew pour la plus grande partie; pour quelques espèces, il est issu des herbiers de Berlin, du British Museum, de Calcutta, d'Utrecht et de Rio de Janeiro.

La terminologie utilisée est celle de FAEGRI & IVERSEN (1964), VAN CAMPO & LUGARDON (1973), DOYLE & al. (1975), VAN CAMPO (1977).

LISTE DES ABRÉVIATIONS UTILISÉES POUR L'ENSEMBLE DES PLANCHES :

C = columelles; Cl = canalicules; E = endexine; f = foramens; G = grains de la couche infratectale; G ind = couche infratectale avec une structure indifférenciée; h = hiatus endexinique; ic = intercolpium; i = intine; lm = lamelle tripartite; mb = membrane aperturale; p = perforations; Po = pôle; pd = pôle distal; pp = pôle proximal; S = sole; Sa = sole fragmentée en amas; Sl = sole délaminée; T = tectum; tr = trabécules; U = orbicules; V = verrues.

Nos observations portent sur les 24 genres de la famille. Les genres, *Phlebocalymna* et *Worcesterianthus* ont parfois été placés dans les *Olacaceæ*. SLEUMER (1935-1942) a considéré que le genre *Phlebocalymna* était synonyme de *Gonocaryum* (*Icacinaceæ*), ce que nous avons confirmé dans notre étude palynologique (1972-1973).

AIRY SHAW (1966), pour sa part, réunit les genres *Worcesterianthus* au *Microdesmis* (*Pandaceæ*). Le pollen des *Worcesterianthus* (Pl. 20, *17*, *18*) est tricolporé équiaxe ou faiblement bréviaxe (P = E = 21 µm). L'exine est finement réticulée ou tectée perforée; la marge est diffuse et tectée perforée. La couche infratectale est columellaire, la nexine relativement épaisse présente des endo-cracks bien caractéristiques. Le pollen de *Microdesmis* est nettement plus petit (P = 15 à 18 µm); l'exine est plus mince, les mailles

1. MeT = Microscopie électronique à transmission.

Pl. 2. — **Olacaceæ** (× 1000). — **Coula edulis** Baill. : **1**, aperture complexe; **2**, vue méridienne. — **Minquartia guianensis** Aubl. : **3**, grain colpé; **4**, colpus de face; **5**, grain colporé; **6**, vue polaire. — **Ochanostachys amentacea** Mast. : **7**, colpus de face; **8**, coupe optique méridienne; **9**, pôle distal verruqueux; **10**, pôle proximal lisse; **11**, pôle distal. — **Curupira tefeensis** Black. : **12**, intercolpium finement échinulé. — **Heisteria acuminata** (H.B K.) Engl. : **13**, colpus de face; **14**, pôle distal verruqueux; **15**, pôle proximal finement réticulé. — **H. amazonica** Sleumer : **16**, vue méridienne. — **H. brasiliensis** Engl. : **17**, intercolpium; **18**, pôle proximal; **19**, colpus. — **H. densifrons** Engl.: **20**, colpus de face; **21**, intercolpium. — **H. laxiflora** Engl. : **22**, vue méridienne; **23**, pôle proximal. — **H. micrantha** Huber : **24**, colpus. — **H. microcalyx** Sagot : **25**, sillon de face; **26**, endoaperture. — **H. minor** Glaz. : **27**, colpus. — **H. ovata** Benth. : **28**, colpus. — **H. parvifolia** Sm. : **29**, intercolpium d'un grain bréviaxe. — **H. pentandra** Engl. : **30**, intercolpium; **31**, pôle proximal; **32**, pôle distal. — **H. microcalyx** : **33**, coupe optique subéquatoriale. — **H. citrifolia** Engl. : **34**, colpus de face; **35**, pôle distal; **36**, intercolpium. — **H. cyanocarpa** Poepp. & Engl. : **37**, coupe méridienne; **38**, colpus et pôle proximal finement réticulé; **39**, pôle distal verruqueux. — **H. pallida** Engl.: **40**, aperture complexe de face; **41**, intercolpium; **42**, coupe méridienne; **43**, pôle distal; **44**, pôle proximal. — **H. scandens** Ducke : **45**, intercolpium; **46**, pôle distal; **47**, pôle proximal; **48**, colpus et intercolpium. — **H. silvanii** Schwacke: **49**, vue méridienne passant par deux apertures; **50**, pôle proximal. — **H. spruceana** Engl. : **51**, sillon; **52**, endoaperture. — **H. surinamensis** Amsh. : **53**, aperture; **54**, vue méridienne. — **H. zimmereri** Engl.: **55**, pôle distal et colpus. — **H. silvanii** Schwacke: **56**, aperture de face.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56

du réseau sont relativement grandes par rapport à la largeur du mur qui peut présenter une micro-crête (*M. puberula*, inédit); le sillon qui n'est pas entouré d'une marge peut présenter un opercule au niveau de l'équateur (ex. *M. puberula*); par contre, la nexine est distinctement endocraquelée comme chez *Worcesterianthus*. Le pollen de ce dernier est donc bien différent de celui de *Microdesmis*.

Comparé à celui des deux autres *Pandaceæ*, *Panda* (LOBREAU-CALLEN, 1969 *a*, *b*) et *Galearia*, le pollen des *Worcesterianthus* montre un système apertural et une nexine endocraquelée identiques; l'exine relativement épaisse rappelle également celle de *Panda*, tandis que le tectum régulièrement perforé est semblable à celui de *Galearia*.

Tout en étant différent de celui de *Microdesmis*, le pollen de *Worcesterianthus* semble cependant bien apparenté à celui de la famille des *Pandaceæ*.

CARACTÈRES DU POLLEN DES ICACINACEÆ ET DES OLACACEÆ

A. CONTOUR DU POLLEN (Pl. 2; 5; 9; 15; 17 et Schéma 1)

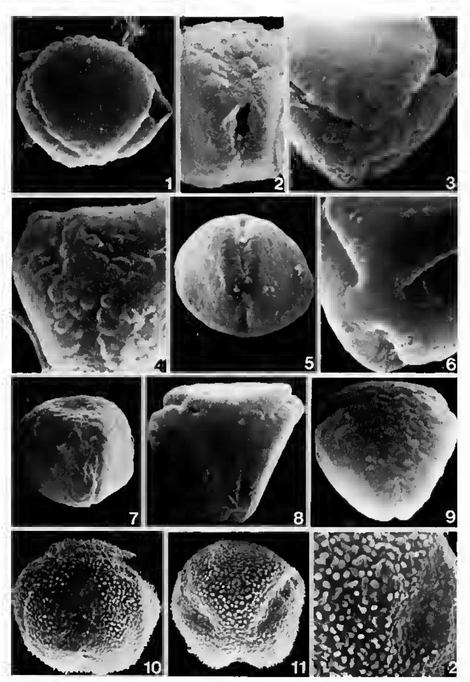
Dans les *Icacinaceæ* comme dans les *Olacaceæ*, le pollen est subsphérique lorsqu'il a de petites dimensions et qu'il est isopolaire ou subisopolaire. Lorsqu'il est de grande taille, le pollen est alors sphérique ou plus ou moins aplati et isopolaire chez les *Icacinaceæ*, et nettement aplati ou isopolaire (*Anacolosa*, *Cathedra*, *Phanerodiscus*, *Ptychopetalum*, *Olax p.p.* : espèces non australiennes, *Liriosma*) ou hétéropolaires (*Olax p.p.* : espèces d'Australie, *Schœpfia*, *Aptandra*, *Ongokea*, *Harmandia*) chez les *Olacaceæ*. Dans les deux familles le pollen peut être de très petites dimensions; dans ce cas, il est bréviaxe, isopolaire chez les *Icacinaceæ* (*Stemonurus*, *Lasianthera*, *Discophora*, *Medusanthera*...), hétéropolaire chez les *Olacaceæ* (*Ongokea*, *Aptandra*), ou sphérique (*Icacinaceæ* : *Pyrenacantha*, *Polycephalium*).

B. FORME ET DISPOSITION DES APERTURES

Pollens colporés et colpés : Pl. 2; 3; 5; 6, *5*, *13*; 7, *1*; 10, *15*; 11; 22.
Pollens porés et poropés : Pl. 9; 15; 16; 20, *9*.

Le pollen est colporé, colpé ou poré dans les deux familles.

La membrane aperturale est lisse, scabre ou finement granuleuse chez les *Icacinaceæ*. Par contre elle est abondamment granuleuse dans les *Olacaceæ*, voir même finement verruqueuse (*Strombosia*), mais dans la tribu des *Couleæ* et le genre *Chaunochiton* elle est scabre, légèrement granuleuse au niveau de l'aperture interne, vers l'équateur. Chez les *Icacinaceæ* uniquement elle peut avoir la même ornementation que le reste de l'exine (ex. : *Sarcostigma*).



Pl. 3. — **Coula edulis** Baill. : **1**, intercolpium, × 3250; **2**, aperture, 5000; **3**, pôle proximal, × 5000; **4**, pôle distal, × 5000. — **Minquartia guianensis** Aubl.: **5**, colpus de face, × 2800; **6**, vue polaire, × 5000. — **Ochanostachys amentacea** Mast. : **7**, colpus de face, × 2800; **8**, pôle proximal, × 3250; **9**, pôle distal, × 3250. — **Curupira tefeensis** Black: **10**, sillon de face, × 2500; **11**, vue polaire, × 2500; **12**, exine échinulée et membrane aperturale finement verruqueuse, × 5000.

Le contour de l'aperture externe varie. Dans les deux familles, il s'agit généralement d'un sillon allongé; il est étroit notamment dans les *Olacaceæ* (*Couleæ, Heisteria, Aptandropsis, Chaunochiton, Strombosia*). Alors que dans les *Icacinaceæ*, les extrémités des sillons sont toujours aiguës et libres, chez les *Olacaceæ*, il y a tendance à la parasyncolpie au pôle distal (ex. : *Schœpfia*) et syncolpie au pôle proximal (*Coula, Heisteria, Aptandropsis*). La syncolpie est totalement réalisée dans le genre *Schœpfia*. La tendance à la parasyncolpie correspond à une sorte de ramification de l'extrémité des sillons vers le pôle distal au niveau de l'endoaperture comme chez les *Thesieæ* dans les *Santalaceæ* (FEUER, 1977; LOBREAU-CALLEN, sous presse). Le sillon est généralement orienté perpendiculairement à l'équateur dans les deux familles mais chez les *Olacaceæ*, il est parfois parallèle à l'équateur (*Aptandra zenkeri*); ce caractère n'existe pas chez les *Icacinaceæ*, mais se rencontre couramment dans les grains des *Sphenostemonaceæ*, famille palynologiquement proche de ces dernières.

Chez les grains porés ou pororés, la membrane aperturale est circulaire, tant chez les *Icacinaceæ* que chez les *Olacaceæ* (*Harmandia, Olax p.p.*, espèces non australiennes, *Liriosma, Anacolosa, Phanerodiscus, Cathedra* ou elliptique arrondie aux extrémités (*Olax p.p.* espèces non australiennes, *Ptychopetalum, Brachynema*). Parfois, cette membrane est peu différenciée (*Sarcostigma, Rhyticaryum...*) et disparaît même (*Gonocaryum, Pyrenacantha, Iodes...*) en ayant la même ornementation que le reste de l'exine chez les *Icacinaceæ* essentiellement.

Au MeT, la membrane aperturale est généralement due à une modification du tectum fortement aminci à ce niveau et peu ornementé dans les *Icacinaceæ*, très ornementé dans les *Olacaceæ*. Dans les grains tricolporés de petites dimensions des *Icacinaceæ* (*Platea*), la membrane aperturale est due à la fois à un amincissement du tectum et aussi de la sole.

Les apertures internes sont fréquentes et équatoriales chez les *Icacinaceæ* et presque toujours présentes chez les *Olacaceæ* où elles sont équatoriales ou subéquatoriales lorsqu'elles sont au nombre de trois ou de quatre. Le contour est soit :

— ovale et subcirculaire, de petites dimensions dans les grains colporés des *Icacinaceæ* à petits pollens et de nombreuses *Olacaceæ* (*Couleæ, Heisterieæ p.p.* à grains subisopolaires, *Anacoloseæ p.p., Aptandreæ, Olaceæ, Schœpfieæ* (Pl. 9, *2, 14, 25*; Pl. 15, *27*);

— subrectangulaire ou elliptique allongée parallèlement à l'équateur et de grandes dimensions : *Icacinaceæ, Olacaceæ p.p.* (*Scorodocarpus p.p.*), *Strombosia p.p., Ximenia, Minquartia p.p.* (Pl. 2, *5*; 5, *8, 17*; 20, *5*);

— elliptique, très allongée en forme de sillon (grains tricolpés) essentiellement chez les *Olacaceæ* (*Heisterieæ, Couleæ, Curupira p.p., Scorodocarpus p.p., Strombosia p.p.*) puisque les grains tricolpés des *Icacinaceæ*, comme certains grains d'une *Olacaceæ*, *Curupira p.p.*, n'ont pas d'aperture interne : *Desmostachys...* (Pl. 2, *3, 4, 7, 26*; Pl. 5, *3, 7, 26*);

— circulaires chez les grains porés des *Icacinaceæ* et des *Olacaceæ*.



Pl. 4. — **Coula edulis** Baill. : **1**, coupe subéquatoriale de l'exine dans un intercolpium et dans la marge, × 33000; **2**, structure de l'exine à l'aperture : sole délaminée à la base et constituée d'amas au sommet, couche infratectale non différenciée, × 33000; **3**, détail de la structure de l'exine à la marge, × 110000; **4**, détail de la structure de l'exine dans l'intercolpium, couche infratectale non différenciée, × 110000; **5**, coupe subméridienne de l'exine passant par le pôle distal, l'aperture, × 33000.

Chez les *Icacinaceæ*, comme chez les *Olacaceæ* à pollens porés, les apertures internes peuvent être au nombre de 6. Dans les *Icacinaceæ*, le pollen est alors soit équatorialoporé (ex. *Natsiatum*), soit périporé (*Stachyanthus*, *Rhyticaryum elegans*, *Sarcostigma*, *Miquelia*, *Phytocrene*, *Chlamydocarya*). Chez les *Olacaceæ* par contre, il n'y a pas de périporie, mais dipolaroporie (*Anacolosa*, *Cathedra*, *Phanerodiscus*): les apertures internes sont parfaitement circulaires et disposées par trois à chacun des deux pôles, de façon symétrique.

C. STRUCTURE DE L'EXINE DANS L'INTERCOLPIUM

Tectum

Très ornementé, souvent échinulé chez les *Icacinaceæ*, il est généralement lisse chez les *Olacaceæ*, perforé ou non (*Schœpfieæ*, *Couleæ*), massif et souvent régulier. Il présente de nombreux foramens régulièrement disposés dans une *Icacinaceæ*, *Alsodeiopsis*, et irrégulièrement groupés en nuages dans une *Olacaceæ*, *Ptychopetalum* (Pl. 19, *4*, *5*).

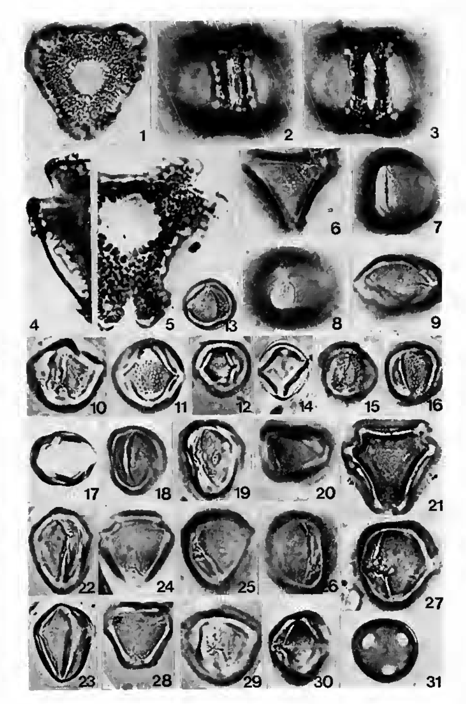
Dans le cas de *Desmostachys* (Pl. 1), le tectum présente de nombreux canalicules, tous parallèles entre eux (*D. planchonianus*) ou fortement anastomosés et très contournés chez *Desmostachys tenuifolius*, *D. brevipes*... Le tectum recouvre tout le grain chez les *Icacinaceæ* et la plupart des *Olacaceæ*, mais n'est présent qu'au niveau de la marge et des arêtes du pollen chez une *Olacaceæ* (*Chaunochiton*, Pl. 5 et 6).

Couche infratectale

Elle est columellaire chez les *Icacinaceæ*, à l'exception d'une espèce du genre *Desmostachys* et d'un seul genre des *Olacaceæ*, *Chaunochiton* (2 espèces, Pl. 5 et 8).

Elle est grenue dans la plus grande partie des *Olacaceæ* et dans une espèce d'*Icacinaceæ* : *Desmostachys tenuifolius* oú des grains sont visibles

Pl. 5. — **Chaunochiton kappleri** (Sagot) Ducke : **1**, vue polaire; **2**, sillon de face; **3**, endoaperture de face. — **C. loranthoides** Benth. : **4**, coupe optique équatoriale; **5**, vue polaire. — **Scorodocarpus boroeensis** Becc. ; **6**, vue polaire avec un tectum largement perforé; **7**, grain colpé; **8**, grain colporé; **9**, intercolpium à tectum rarement perforé d'un grain bréviaxe. — **Diogoa zenkeri** (Engl.) Exell & Mendonça : **10**, aperture complexe, marge; **11**, intercolpium réticulé. — **Strombosiopsis tetrandra** Engl. : **12**, intercolpium; **13**, membrane aperturale verruqueuse dans la région de l'endoaperture; **14**, vue méridienne au niveau de deux membranes aperturales verruqueuses. — **Tetrastylidium engleri** Schw. : **15**, marge et aperture complexe; **16**, intercolpium réticulé. — **Strombosia grandifolia** Hook. f. : **17**, coupe optique méridienne d'un grain bréviaxe, passant par une aperture complexe; **18**, grain longiaxe colpé; **19**, colpus. — **S. javanica** Bl. : **20**, grain bréviaxe; **21**, vue polaire. — **S. pustulata** Oliv. : **22**, grain colpé; **23**, coupe méridienne. — **S. schefferi** Engl. : **24**, pôle distal; **25**, intercolpium; **26**, grain colpé; **27**, grain colporé, intercolpium. — **S. pustulata** Oliv.: **28**, pôle distal; **29**, grain colporé. — **S. philippinensis** (Baill.) Rolf: **30**, intercolpium. — **Cathedra guianensis** Sandw.: **31**, coupe optique équatoriale. (Tous × 1000).


1
2
3
4
5
6
7
8
9
13
10
11
12
14
15
16
17
18
19
20
21
22
24
25
26
27
23
28
29
30
31

sous le tectum et noyés dans une couche dense aux électrons. Dans les *Olacaceæ*, la couche infratectale n'est pas clairement structurée : chez les *Couleæ* (*Coula*), elle est constituée de quelques rares grains, mais à la surface de la sole des amas sont largement soudés; chez *Heisteria* et *Aptandropsis*, le contour des grains est mal défini dans l'intercolpium et au pôle distal : la structure indifférenciée de la couche infratectale rappelle celle de *Degeneria* (DAHL & ROWLEY, 1965). Dans toutes les autres tribus, la couche infratectale est nettement grenue; les grains de contour bien défini, sont disposés sur une ou plusieurs strates et plusieurs sont soudés à la sole.

Lorsque les grains sont disposés sur une seule strate (Pl. 11, *11*; 12, *1*, *2*; 13, *2-5*; 14, *5*; 16, *15*; 19, *3*, *4*; 20, *8*, *10*; 21, *3*; 22, *10*), ils sont ellipsoïdaux, allongés parallèlement au tectum et (ou) irréguliers (*Scorodocarpus*, *Strombosia*, *Schœpfia* sect. *Codonium*) sphériques plus ou moins réguliers (*Cathedra*, *Phanerodiscus*, *Ptychopetalum*), pyriformes ou coniques (*Anacolosa*, *Aptandra*, *Ptychopetalum*). Dans ces derniers cas, la structure grenue tend à être columellaire. Dans les genres *Anacolosa*, *Aptandra* et *Schœpfia* sect. *Codonium*, entre les gros grains, on peut observer plusieurs petits grains sphériques (*Schœpfia*) ou ellipsoïdaux allongés parallèlement à la surface du tectum, disposés sur 1 (*Aptandra*, *Strombosia*) à 3 strates (*Anacolosa*).

Lorsque les grains sont disposés sur plusieurs strates (Pl. 12, *7*; 17, *7*, *10*, *11*; 18, *1*, *8*, *9*; 19, *1*), chez *Ximenia*, *Liriosma*, *Olax* et *Schœpfia* sect. *Schœpfia* et *Schœpfiopsis*, en gradient les plus gros étant soudés à la sole dans ces trois derniers genres. En outre, ils peuvent être reliés entre eux en chapelets (*Olax*). Chez *Ximenia*, les diverses strates de petits grains sont soudés entre elles par place et forment ainsi de gros amas orientés perpendiculairement au tectum.

SOLE

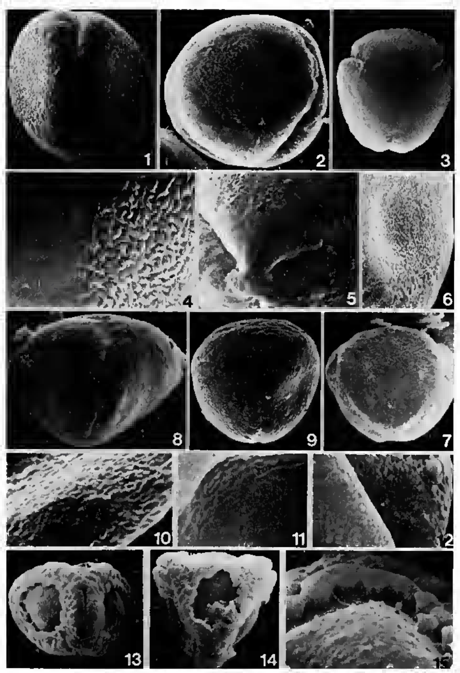
Généralement représentée chez les *Icacinaceæ* et toujours observée chez les *Olacaceæ*, elle est absente chez quelques rares *Icacinaceæ* (*Desmostachys p.p.*).

Elle est régulière dans sa partie profonde, chez la plupart des *Icacinaceæ*, *Olacaceæ*, mais peut être endosculptée et discontinue chez quelques genres d'*Icacinaceæ* (*Desmostachys vogelii*...) et d'*Olacaceæ* (*Schœpfia* sect. *Schœpfia*).

Dans sa partie la plus externe, la sole présente divers aspects :

— elle est régulière et lisse dans la plupart des *Icacinaceæ* (deux exceptions *Desmostachys p.p.* et *Mappia*) ainsi que chez quelques *Olacaceæ: Anacolosa*, *Aptandra*, *Cathedra*, *Liriosma*, *Phanerodiscus* (Pl. 11, *11*; 13, *5*; 14, *3*, *5*; 18, *8*, *9*; 21, *3*);

— elle est irrégulière parce que constituée d'amas plus ou moins soudés entre eux dans une espèce d'*Icacinaceæ* (*Desmostachys vogelii*), et dans



Pl. 6. — **Heisteria brasiliensis** Engl. : **1**, colpus, × 4000; **2**, intercolpium, × 4000; **3**, pôle proximal, × 3000; **4**, marge lisse, intercolpium microruguloperforé, × 8000. — **H. laxiflora** Engl. : **5**, pôle proximal et marge lisses, intercolpium microruguloperforé, × 6000. — **H. minor** Glaz. : **6**, intercolpium microrugulé, × 6000; **7**, intercolpium, × 3000. — **H. microcalyx** Sagot : **8**, aperture de face, × 3000. — **H. ovata** Benth. : **9**, aperture de face; **10**, intercolpium microverruqueux, × 8000. — **H. parvifolia** Sm. : **11**, intercolpium microverruqueux, × 6000. — **H. silvanii** Schwacke; **12**, intercolpium microrugulé, × 7500.— **Chaunochiton loranthoides** Benth. : **13**, aperture de face, marges et intercolpium, × 1000; **14**, vue polaire, × 1000; **15**, sculpture de l'exine dans l'intercolpium et à la marge, × 3750.

deux genres d'*Olacaceæ* : *Chaunochiton*, *Schœpfia* sect. *Schœpfiopsis* (Pl. 7, *6*; 8, *4*, *5*; 21, *5*);

— elle est verruqueuse avec quelques cavités entre les verrues de même aspect que les grains de la couche infratectale, essentiellement dans les *Olacaceæ* : *Coula*, *Heisteria*, *Olax*, *Ptychopetalum*, *Strombosia*, *Ximenia* (Pl. 4, *1*, *4*; 7, *6*; 13, *2*; 17, *7*, *12*; 18, *1*; 19, *1*, *4*).

La sole présente de nombreux foramens occupés par des particules denses aux électrons chez les grains non acétolysés dans un seul genre des *Icacinaceæ* (*Alsodeiopsis*) et dans les genres de la tribu des *Olaceæ* dans les *Olacaceæ* (*Olax* où les foramens sont alignés, *Liriosma* où ils sont dispersés et *Ptychopetalum* où ils sont groupés en nuages (Pl. 17, *7*, *12*; 18, *1*, *8*, *9*; 19, *4*, *5*). Dans les *Icacinaceæ* seulement elle peut présenter des canalicules : *Desmostachys planchonianus* (Pl. 1, *1*).

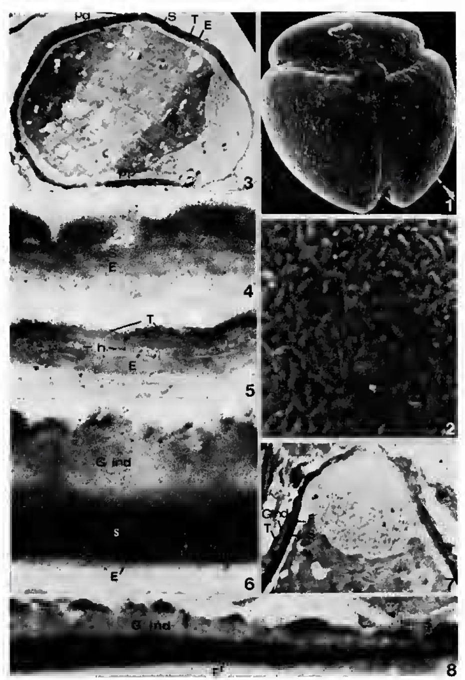
Endexine

Elle n'est visible qu'au MeT dans les deux familles. Chez les *Icacinaceæ* elle est soit plus, soit moins dense aux électrons que l'ectexine, alors que dans les *Olacaceæ*, elle est un peu moins contrastée que l'ectexine.

L'endexine est bien représentée et régulière chez les grains colporés des *Icacinaceæ* (sauf *Alsodeiopsis*) et chez les grains colpés des *Olacaceæ*. Dans les grains porés des *Icacinaceæ* comme dans les grains colporés et porés des *Olacaceæ*, tantôt il y a de l'endexine, tantôt elle est absente selon les genres : elle est absente dans le pollen triporé de *Mappianthus* (*Icacinaceæ*) et de *Liriosma*, *Olax* et *Ptychopetalum* (*Olacaceæ*), dans les grains colporés de la tribu des *Couleæ*, des *Schœpfieæ* sect. *Schœpfiopsis* et *Codonium* et dans le genre *Olax p. p.*, espèces australiennes (Pl. 4, *1*, *4*; 17, *7*, *11*, *12*; 18, *1*; 19, *3*, *4*, *8*, *9*; 22, *8*, *10*) et dans les grains colpés des *Icacinaceæ*.

D. Structure de l'exine aux apertures

La membrane aperturale est tectale dans la plupart des *Icacinaceæ* et l'ensemble des *Olacaceæ*. Dans le genre *Platea* (*Icacinaceæ*), elle est due à la fois au tectum modifié et à la sole extrêmement ténue. A la marge, le tectum est fréquemment aminci notamment dans les *Icacinaceæ*. Dans les *Olacaceæ*, il ne subit aucune modification : *Couleæ*, *Anacoloseæ*, *Aptandreæ*, *Liriosma*, *Phanerodiscus*, *Schœpfia*, loin de la région polaire proximale (Pl. 4, *1-3*; 11, *8*; 13, *4*, *6*; 14, *4*; 18, *6*, *7*; 21, *1*, *2*, *6*). Chez *Schœpfia* sect. *Codonium*, le tectum est brusquement épaissi dans sa partie profonde, de chaque côté du sillon, au pôle proximal et constitue un étranglement. Dans la région de la syncolpie, les épaississements sont soudés deux à deux et ménagent ainsi une « chambre » occupée par de nombreux grains de la couche infratectale.



Pl. 7. — **Aptandropsis discophora** Ducke : **1**, vue polaire, × 4000; **2**, détail de l'exine dans l'intercolpium, × 20000. — **Heisteria parvifolia** Sm. : **3**, coupe méridienne passant par une aperture et les deux pôles, × 8200; **4**, structure de l'exine au pôle distal, × 70000; **5**, structure de l'exine au pôle proximal, × 70000; **6**, structure de l'exine dans l'intercolpium, couche infratectale indifférenciée, × 70000; **7**, coupe transversale équatoriale d'une aperture, × 10000; **8**, détail de la structure de l'exine à la marge et dans l'intercolpium, × 33000.

La couche infratectale est moins épaisse sous la marge : dans les *Icacinaceæ* les columelles sont moins hautes et dans les *Olacaceæ* la couche grenue devient moins épaisse en n'étant plus réduite qu'aux grains souvent plus gros proches de la sole (ex. *Ximenia*) ou disparaît totalement (*Liriosma*). Dans quelques genres d'*Icacinaceæ* et d'*Olacaceæ*, la couche infratectale reste inchangée (ex. : *Mappianthus* dans les *Icacinaceæ; Phanerodiscus* dans les *Olacaceæ*).

La sole est progressivement amincie et disparaît même totalement à proximité des endoapertures dans la plupart des *Icacinaceæ* à pollens colporés, colpés et porés sans annulus et dans deux *Olacaceæ*, *Heisteria* (50 espèces environ) et *Aptandropsis* (2 espèces) genre très proche du précédent.

Par contre, chez les autres *Olacaceæ*, la sole (Pl. 4; 8; 12, *3*, *4*; 17, *8*; 18; 19, *5*, *6*; 21, *1*, *2*; 22, *5*) est plus ou moins amincie et endosculptée à sa base (*Anacolosa*, *Liriosma*, *Olax*, *Phanerodiscus*) ou discontinue et constituée d'amas plus ou moins soudés entre eux surtout dans leur partie la plus externe (*Coula*, *Chaunochiton*, *Scorodocarpus*, *Strombosia*, *Ptychopetalum*, *Aptandra*, *Schœpfia*...). Chez les *Couleæ* et les *Ximenieæ*, la sole est délaminée à l'aperture.

Dans les grains porés avec annulus, la sole est très épaissie constituant l'annulus et endosculptée à la base, mais jamais avec formation en amas discontinus (*Mappianthus*, *Whitmorea*, *Gonocarym*...).

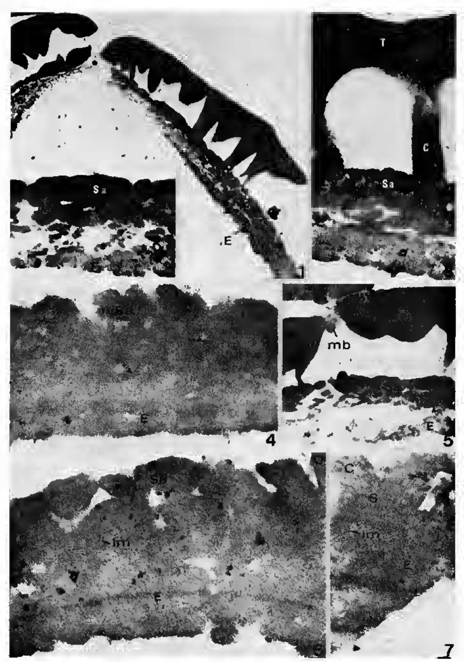
L'endexine est nettement épaissie et lamellaire dans la plus grande partie des *Icacinaceæ* et de même épaisseur que dans l'intercolpium chez les pollens porés avec annulus; elle est toutefois absente chez *Mappianthus* et les grains colpés. Dans le genre *Alsodeiopsis* elle n'est présente qu'aux apertures.

Chez les *Olacaceæ*, elle est également généralement lamellaire sous les apertures, où elle est peu épaissie. Lorsqu'elle n'est représentée qu'aux apertures, elle est constituée de grains qui occupent l'endoaperture (*Liriosma*, espèces non australiennes d'*Olax* : Pl. 18, *4-7*) ou d'une mince couche hétérogène chez *Ptychopetalum* comparable à celle observée chez les *Aptandreæ* (Pl. 19, *5*, *6*; 21, *2*). Dans le genre *Schœpfia* sect. *Schœpfia* et *Codonium* (Pl. 22, *9*), l'endexine est épaissie aux apertures internes; au pôle proximal, elle est présente, mais peu épaisse dans la région de la syncolpie. L'endexine est totalement absente dans les *Couleæ* et *Curupira*.

On a décrit 4 apertures dans le pollen du genre *Schœpfia*, mais les résultats en microscopie électronique montrent que les apertures équatoriales sont caractérisées par la présence d'endexine épaissie (Pl. 20, *9*) tandis que l'aperture orientée en position proximale ne possède pas ces caractères (Pl. 22, *11*). Observée au MeB[1], la vue interne de l'exine ne révèle aucune aperture (Pl. 12, *6*); cette structure localisée au pôle proximal n'est pas une aperture.

Lorsque le pollen est totalement dépourvu d'endexine, la sole est massive à l'aperture chez les *Icacinaceæ*, alors qu'elle est lamellaire chez les *Olacaceæ* (*Couleæ*, *Ximenieæ*).

1. MeB = Microscope électronique à balayage.



Pl. 8. — **Chaunochiton kappleri** (Sagot) Ducke: **1**, coupe transversale équatoriale d'une aperture et de la marge, × 10000; **2**, détail de la structure de la sole et de l'endexine au bord de l'endoaperture, × 40000; **3**, détail de la structure de l'exine à la marge, × 40000; **4**, détail de la structure de l'exine dans l'intercolpium, × 55000; **5**, membrane aperturale tectale, × 20000; **6**, détail de structure de la sole et de l'endexine à proximité de la marge, présence de nombreuses lamelles, × 70000; **7**, sole et endexine sous une columelle, nombreuses lamelles plus ou moins dénaturées par l'acétolyse, × 55000.

Caractères du pollen	*Icacinaceæ* pour 56 genres au total	*Olacaceæ* pour 24 genres au total
Forme: subéquiaxe	39	12
longiaxe	5	0
bréviaxe	14	12
Polarie: isopolarie	56	16
hétéropolarie	0	8
Ordre de symétrie	3 à 7	3
Taille: P varie de	4 à 100 µm	10 à 20 µm
E varie de	10 à 100 µm	10 à 30 µm
Ornementation dans l'intercolpium:		
— réseau ou microréseau	14	3
— épines ou microépines	25	1
— rugules ou microrugules	1	3
— tectum lisse non perforé	6	9
— tectum lisse ou scabre et perforé	10	9
— clavas	1	0
Tectum avec des foramens	2	3
Sole avec des foramens	1	3
Apertures:		
— colpie chez les grains :		
subéquiaxes	5	1
longiaxes	1	0
bréviaxes	0	2
— colporie chez les grains :		
subéquiaxes	22	12
longiaxes	1	0
bréviaxes	2	3
— porie : triporie ou stéphanoporie chez les grains :		
subequiaxes	10	1
longiaxes	0	0
bréviaxes	8	6
— porie : périporie chez les grains :		
subéquiaxes	7	0
longiaxes	0	0
bréviaxes	0	0
— porie : dipolaroporie chez les grains :		
subéquiaxes	0	4
longiaxes	0	0
bréviaxes	0	4

Tableau I : Ressemblance entre les caractères polliniques des 56 genres d'Icacinaceæ (Lobreau-Callen, 1969 à 1977) et ceux des 24 genres d'Olacaceæ.

Lorsque dans un même genre, le pollen est de deux types morphologiques, nous en avons tenu compte s'il a une valeur spécifique (ex. *Gomphandra*, *Icacinaceæ* à pollen microéchinulé pour certaines espèces et microrugulé pour d'autres).

Caractères du pollen	*Icacinaceæ*	*Olacaceæ*
Taille moyenne (P)	25 µm	10 µm
Structure de l'exine dans l'intercolpium:		
— Ornementation visible au Mph	80 % des genres	20 % des genres
— Absente (tectum lisse ou scabre perforé ou non) .	16 % des genres	40 % des genres
Canalicules dans le tectum . .	1/56 genres	0
Couche infratectale	Columellaire (une exception 2 espèces dans un genre)	Grenue (une exception 1 genre 2 espèces)
Sole: – absente	1/56 genres	0
– présente	Lisse et progressivement réduite sous la marge ou endosculptée s'il y a un annulus	Endosculptée et scindée en amas vers l'aperture, jamais d'annulus ou lisse et progressivement réduite sous la marge dans un genre seulement
Endexine: – absente		
dans les pollens : colpés . .	6/56 genres	4/24 genres
colporés .	0	2/24 genres
porés . .	1/56 genres	0
– présente à l'aperture		
dans les pollens : colpés . .	0	0
colporés .	1/56 genres (12 espèces)	1/24 genres (4 espèces)
porés . .	0	3/24 genres
– partout présente		
dans les pollens : colpés . .	0	3/24 genres
colporés .	23/56 genres	6/24 genres
porés . .	25/56 genres	7/24 genres

Tableau II : Différences dans les caractères polliniques entre les *Icacinaceæ* et les *Olacaceæ*.

E. STRUCTURE DE L'EXINE AU NIVEAU DES PÔLES (Pl. 4, 5, 7, 17, 18)

Chez les *Icacinaceæ*, cette structure est identique à celle de l'intercolpium. Dans deux genres, *Lasianthera* et *Leptaulus*, l'exine est amincie aux deux pôles, le tectum et surtout les columelles étant réduits.

Chez les *Olacaceæ*, la structure de l'exine est la même au niveau des deux pôles et à l'intercolpium dans les tribus des *Anacoloseæ*, *Ximenieæ*

ainsi que chez *Minquartia*, *Ptychopetalum*. Mais cette exine est plus mince comme dans les deux *Icacinaceæ*, *Lasianthera* et *Leptaulus*, par réduction ou absence de la couche infratectale dans les genres *Liriosma* et *Olax p.p.*, espèces non australiennes. Dans les espèces australiennes de ce dernier genre cet amincissement n'existe qu'à un pôle, le pollen étant alors hétéropolaire. Chez *Chaunochiton*, le tectum et la couche infratectale disparaissent totalement comme dans l'intercolpium. Chez les *Aptandreæ*, la structure de l'exine est la même aux pôles que dans l'intercolpium, mais le tectum esı plus fortement perforé et grossièrement ornementé au pôle distal.

Dans les *Couleæ*, le tectum est épaissi et verruqueux au pôle distal. Dans la plupart des espèces de *Heisteria*, l'épaississement du tectum au pôle distal est accompagné d'une réduction de l'endexine à ce pôle alors qu'au pôle proximal où il y a presque syncolpie, l'ectexine est réduite au tectum et l'endexine très épaisse présente même quelques hiatus en son sein.

En conclusion les *Icacinaceæ* et les *Olacaceæ* présentent un certain nombre de caractères communs et d'autres différents. Ces données peuvent être résumées dans deux tableaux I et II, l'un faisant ressortir les ressemblances, l'autre les différences. En outre, nous remarquons la position particulière des genres *Heisteria* et *Aptandropsis* au sein des *Olacaceæ* qui présentent plusieurs caractères communs avec les *Icacinaceæ*.

Les caractères du pollen des *Olacaceæ* étant très variés nous avons pu regrouper les genres entre eux et établir la clé suivante, comme nous l'avons fait pour les *Icacinaceæ*.

I. POLLENS COLPORÉS

Apertures internes bien délimitées, généralement allongées transversalement par rapport à l'axe polaire.

A. Pollen subéquiaxe (faiblement bréviaxe à faiblement longiaxe).
   a. Exine lisse avec quelques très rares perforations dans l'intercolpium.

Pl. 9. — **Anacolosa casearioides** Cav. & Ker. : **1**, coupe optique équatoriale. — **Phanerodiscus perrieri** Cav. var. **orientalis** Cav. & Ker. : **2**, vue polaire. — **P. diospyroidea** Cap. : **3**, coupe optique médirienne. — **P. perrieri** Cav. var. **orientalis** Cav. & Ker. : **4**, coupe optique équatoriale. — **Anacolosa pervilleana** Baill. : **5**, coupe optique équatoriale; **6**, grain tripororé; **7**, intercolpium; **8**, coupe optique méridienne passant par deux pores. — **A. ilicoides** Mast. : **9**, intercolpium. — **A. papuana** Schellenb. : **10**, vue polaire. — **A. insularis** Christoph. : **11**, coupe optique équatoriale. — **A. uncifera** Louis & Boutique : **12**, coupe méridienne passant par quatre apertures. — **A. puberula** Kurtz : **13**, coupe optique équatoriale. — **A. luzoniensis** Merr. : **14**, vue polaire. — **A. lutea** Gillespie : **15**, coupe optique équatoriale. — **A. griffithii** Mast. : **16**, coupe optique équatoriale. — **A. grandiflora** Loes. : **17**, coupe optique équatoriale. — **A. frutescens** Bl. : **18**, coupe optique équatoriale. — **Cathedra oblonga** Sleumer : **19**, coupe optique équatoriale. — **C. rubicaulis** Miers : **20**, coupe optique équatoriale. — **Ongokea gore** (Hua) Engl. : **21**, vue polaire; **22**, intercolpium. — **Aptandra liriosmioides** Spruce : **23**, coupe optique méridienne. — **Ongokea gore** (Hua) Engl. : **24**, pore de face. — **Aptandra spruceana** Miers : **25**, pore de face. — **A. zenkeri** Engl. : **26**, vue polaire. — **A. spruceana** Miers : **27**, vue polaire. — **A. liriosmioides** Spruce : **28**, aperture de face; **29**, intercolpium. — **Harmandia mekongensis** Baill. : **30**, vue polaire : — **Ximenia elliptica** Forst. : **31**, intercolpium; **32**, vue polaire. — **X. americana** L. : **33**, sillon de face. — **X. parviflora** Benth. : **34**, sillon de face. — **X. caffra** Sond. : **35**, sillon de face. — **X. parviflora** Benth. : **36**, intercolpium. (Tous × 1000).



1. Membrane aperturale scabre et finement granuleuse vers l'équateur; pollen isopolaire ou faiblement hétéropolaire, parfois ornementation de l'un des pôles plus importante (pôle distal). Pollen à marge et pôles lisses .... *Minquartia p.p.*

1'. Membrane aperturale granuleuse, principalement au niveau des apertures subéquatoriales et au pôle proximal. Pollen hétéropolaire. Au pôle distal, exine généralement identique à celle des intercolpiums, présentant parfois quelques perforations notamment dans les espèces américaines; au pôle proximal, syncolpie des ectoapertures saillantes, soudure des épaississements formant un anneau plus ou moins circulaire ou étoilé.

2. Pollen subsphérique à apertures subéquatoriales, plus ou moins distinctes, circulaires ou elliptiques : ectoapertures généralement bordées d'épaississements endexiniques et de la partie profonde du tectum; entre ces apertures, tectum présentant fréquemment de larges perforations.......... .... *Schœpfia* sect. *Codonium* (Nouveau Monde)

2'. Pollen nettement tétraédrique à apertures entourées d'une marge où la face interne de l'exine est nettement endosculptée et épaissie. Région subéquatoriale, vers le pôle distal, tendance à la parasyncolpie avec des sillons ramifiés à une extrémité dans la région de l'endoaperture. Couche infratectale grenue.

3. Exine fortement endosculptée et endoperforée; pas d'endexine; sole perforée et endosculptée............... .... *Schœpfia* sect. *Schœpfiopsis* (Est de l'Himalaya — Chine)

3'. Exine lisse dans sa partie profonde (Mph[1]); couche endexinique très mince; sole relativement épaisse *Schœpfia* sect. *Schœpfia* (Asie, du Bengale au Yunnan)

a'. Exine réticulée ou tectée avec des perforations de plus ou moins grand diamètre. Pollen isopolaire. Intercolpium : tectum plus ou moins largement perforé reposant sur une strate infratectale grenue où certains grains sont soudés au tectum ou (et) à la sole; structure grenue visible dans les mailles des grains réticulés.

4. Exine tectée perforée.

5. Perforations plus nombreuses aux pôles..... *Tetrastylidium p.p.*

5'. Perforations fines localisées aux pôles et à l'équateur.... *Scorodocarpus*

4'. Exine réticulée.

6. Mailles les plus grandes à l'équateur.................. *Diogoa*

6'. Mailles les plus grandes aux pôles .... *Strombosiopsis, Tetrastylidium p.p.*

A'. Pollen nettement bréviaxe.

a. Pollen subisopolaire de contour triangulaire. Exine nettement amincie à l'un des pôles. Tectum lisse rarement perforé; couche infratectale épaisse, très mince à l'un des pôles, avec dans sa partie profonde de petits piliers soudés à la sole constituée de deux parties; pas d'endexine................. *Olax p.p.* (espèces australiennes)

a'. Pollen hétéropolaire. Apertures internes subéquatoriales, la plus grande partie des ectoapertures localisée vers un pôle.

1. Ectoapertures allongées dans le plan de l'axe polaire et situées inégalement de part et d'autre de l'équateur, principalement vers le pôle proximal.............. *Heisteria pallida, H. microcalyx p.p.*

1'. Ectoapertures entièrement localisées vers le pôle distal et limitées à l'équateur.

1. Mph = Microscope photonique.

2. Ectoapertures en forme de sillons généralement transversaux et donc allongés perpendiculairement à l'axe polaire..... .... *Aptandra zenkeri p.p.*

2'. Ectoapertures subtriangulaires, la plus grande longueur allongée parallèlement à l'axe polaire et la base située sur l'équateur, perpendiculairement à l'axe polaire........ .... *Aptandra spruceana p.p.*

2''. Ectoapertures allongées selon l'axe polaire, seulement aiguës vers le pôle distal .... *Aptandra liriosmioides p.p.*

II. POLLENS COLPOROÏDÉS

Apertures internes mal délimitées au Mph, de grandes dimensions subrectangulaires, subelliptiques parfois constrictées selon l'axe polaire.

A. POLLEN ISOPOLAIRE. Membrane aperturale scabre et faiblement granuleuse. Ornementation aux pôles identique à celle de l'intercolpium.

a. Exine lisse et perforée ou réticulée dans l'intercolpium; couche infratectale abondamment grenue................................ *Ximenia*

a'. Exine tectée lisse, imperforée dans l'intercolpium : couche infratectale non différenciée .... *Minquartia p.p.*

A'. POLLEN SUBISOPOLAIRE OU HÉTÉROPOLAIRE. Membrane aperturale très fortement verruqueuse. Aux pôles et sur les marges, exine tectée, lisse; dans l'intercolpium, exine soit identique à celle des pôles, soit plus généralement ornementée : microrugulée et perforée ou verruqueuse. Contour du pollen ellipsoïdal ou plus ou moins pyriforme.. *Strombosia p.p.*[1]

III. POLLENS COLPÉS

A. POLLEN ISOPOLAIRE.

a. Tectum présent sur tout le pollen.

1. Intercolpium tecté perforé et plus ou moins rugulé, endexine présente .... *Heisteria densifrons*

1'. Intercolpium tecté lisse imperforé; pas d'endexine.

2. Pôles lisses .... *Minquartia p.p.*

2'. Pôles verruqueux .... *Coula p.p.*

1''. Intercolpium échinulé .... *Curupira*

a'. Tectum seulement représenté au niveau des marges aperturales et des arêtes du pollen. Grains subprismatiques (prisme triangulaire régulier). Tectum perforé reposant sur des columelles; sole constituée d'amas ± soudés et endexine présente.............. *Chaunochiton*

A'. POLLEN SUBISOPOLAIRE OU HÉTÉROPOLAIRE. Contour subpyriforme.

a. Triangle polaire distal verruqueux plus grand que celui du pôle proximal.

1. Intercolpium tecté, perforé, plus ou moins microrugulé; endexine présente .... *Heisteria*

2. Exine nettement verruqueuse au pôle distal, tectée, perforée, voire même microrugulée réticulée dans l'intercolpium, microréticulée au pôle proximal .... *Heisteria acuminata, H. amazonica, H. cyanocarpa, H. pallida, H. pentandra, H. scandens*

1. Le pollen du genre *Strombosia* est généralement subisopolaire et soit colpé lorsque les grains sont longiaxes, soit colporoïdés lorsqu'ils sont subbréviaxes dans la même fleur. Les grains colpés sont les plus fréquents.

2'. Exine scabre au pôle distal, tectée perforée ou microrugulée dans les intercolpiums, lisse au pôle proximal.. *Heisteria citrifolia, H. laxifolia, H. micrantha, H. ovata, H. spruceana*

1'. Intercolpium tecté lisse, pas d'endexine. Exine verruqueuse à l'un des pôles au moins .... *Coula, Ochanostachys*

a'. Exine lisse aux deux pôles.

3. Membrane aperturale finement granuleuse.

4. Tectum perforé et microrugulé dans l'intercolpium........ *Heisteria amazonica, H. brasiliensis, H. densifrons, H. minor, H. parvifolia, H. silvanii, H. surinamensis, H. zimmereri, Aptandropsis*

4'. Tectum lisse imperforé .... *Minquartia p.p.*

3'. Membrane aperturale verruqueuse, les verrues pouvant être soudées donnant un aspect de perforations.

5. Exine totalement lisse .... *Strombosia grandiflora* (= *Lavaleopsis*)

5'. Exine à peine perforée ou microrugulée dans l'intercolpium et aux pôles............................... *Strombosia p.p.*

IV. POLLENS POROROÉS OU PORÉS

Ectoapertures circulaires ou elliptiques avec les extrémités arrondies, parfois plus grandes que les apertures internes (pollens pororés). Pollen toujours bréviaxe.

A. Pollen triporé. Aperture plus ou moins équatoriale; pores circulaires ou elliptiques.

a. Pollen subisopolaire.

1. Tectum lisse, légérement perforé dans l'intercolpium, parfois scabre aux pôles. Strate infratectale abondamment grenue (L.O. analyse), sole homogène et perforée à l'équateur.

2. Couche infratectale grenue homogène, réduite à quelques rares grains ou absente aux pôles, parfois sur une plus grande surface à l'un des pôles ..... *Olax p.p.* (espèces non australiennes)

2'. Couche infratectale grenue paraissant litée, à peine amincie aux pôles .... *Liriosma*

1'. Exine réticulée ou tectée, plus ou moins abondamment perforée.

3. Pollen fortement bréviaxe. Contour subtriangulaire ou triangulaire en coupe optique équatoriale. Apertures subelliptiques à subcirculaires ... *Ptychopetalum* (espèces américaines et *P. anceps*)

3'. Pollen faiblement bréviaxe ou équiaxe. Contour subcirculaire en coupe optique équatoriale. Apertures elliptiques.

4. Exine réticulée .... *Brachynema*

4'. Exine tectée perforée .... *Anacolosa pervilleana p.p.*

a'. Pollen hétéropolaire; forme convexe au pôle distal, concave au pôle proximal. Marge lisse plus développée au pôle proximal.

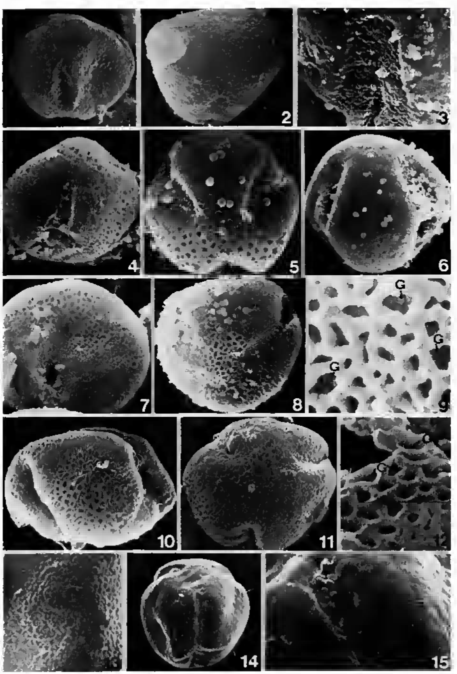
5. Côtés du pollen rectilignes en coupe optique équatoriale. Tectum microrugulo-perforé; marge relativement régulière et lisse, membrane aperturale elliptique .... *Harmandia*

5'. Côtés du pollen concaves en coupe optique équatoriale.

6. Tectum scabre, perforé de façon identique aux deux pôles; marge très irrégulière, nettement plus développée au pôle proximal; apertures subcirculaires et situées vers le pôle distal... *Ongokea*

6'. Pollen tecté, finement perforé au pôle proximal et dans l'intercolpium.

7. Exine lisse et perforée au pôle distal .... *Aptandra spruceana p.p.*



Pl. 10. — **Scorodocarpus borneensis** Becc. : **1**, aperture de face et intercolpium, × 1600; **2**, vue polaire, × 1550; **3**, membrane aperturale verruqueuse, × 4000. — **Tetrastylidium engleri** Schw. : **4**, aperture de face, intercolpium, × 3000; **5**, vue polaire, × 3000; **6**, intercolpium, × 3000. — **Strombosiopsis tetrandra** Engl. : **7**, sillon et intercolpium, × 3500; **8**, vue polaire, réseau et grains dans les mailles, × 14000. — **Diogoa zenkeri** (Engler) Exell & Mendonça : **10**, intercolpium, × 3600; **11**, vue polaire, × 3000; **12**, réseau et grains dans les mailles et sous le mur, × 10000. — **Brachynema ramiflorum** Benth. : **13**, réseau et membrane aperturale finement verruqueuse, × 4000. — **Strombosia grandifolia** Hook. f. : **14**, aperture et pôle, × 1500; **15**, membrane aperturale verruqueuse et marge lisse, × 2700.

7′. Exine rugulo-perforée au pôle distal et plus ou moins dans l'intercolpium .... *Aptandra liriosmioides p.p.*
7″. Exine microverruqueuse et perforée, plus grossièrement au pôle distal .... *Aptandra zenkeri p.p.*

A′. Pollen diploporé ou diplopororé.
a. Exine lisse, rarement perforée, parfois régulièrement. Grains de la couche infratectale sphériques ou pyriformes, ces derniers ayant un diamètre plus étroit à l'extrémité en contact avec le tectum. Lorsque la couche infratectale est épaisse, strates de grains plus ou moins ellipsoïdaux à mi-hauteur de la couche. Face interne de l'exine lisse, exceptionnellement régulièrement perforée et présentant dans certains cas deux couches de réfringence différente : sole et endexine.
1. Pollen subtriangulaire ou subhexagonal en coupe optique équatoriale .... *Anacalosa, Cathedra*
2′. Pollen trilobé .... *Phanerodiscus, Anacolosa casearioides*
a′. Exine réticulée ou tectée perforée. Grains de la couche infratectale allongés et pyriformes, avec souvent, un lit de grains ellipsoïdaux à mi-hauteur des éléments les plus grands. Pollen avec de nombreuses variations dans les types aperturaux. Toutefois, pas de pollen colporé, mais diplopororé ou diploporé et (ou) équatorialement pororé ou poré à un, deux ou trois angles (toutes les combinaisons sont possibles : permutations circulaires); parfois il y a diploporie avec une membrane aperturale commune à deux endoapertures, chacune étant sur un pôle, arrondie à chaque extrémité........................ *Ptychopetalum anceps, P. petiolatum*

DISCUSSION

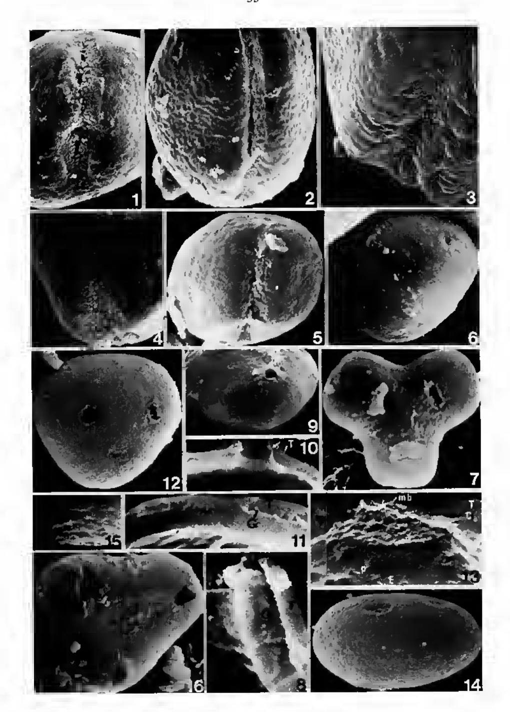
I. RELATIONS ENTRE LES TYPES POLLINIQUES. ÉVALUATION DE LEUR DEGRÉ DE PARENTÉ

LES ICACINACEÆ

Lors de nos observations sur le pollen des *Icacinaceæ* (1973, 1975 *a*) nous n'avons pas pu retrouver les grandes coupures taxonomiques établies par Sleumer (1942, 1969, 1971). Toutefois, nous avons pu montrer que les types polliniques peuvent être assemblés en séries et en groupes.

Les séries ont été établies d'après l'aspect des columelles et corres-

Pl. 11. — **Strombosia scheffleri** Engl. : **1**, sillon verruqueux, × 2700. — **S. pustulata** Oliv. : **2**, membrane aperturale verruqueuse, intercolpium microrugulé, × 2700; **3**, membrane aperturale verruqueuse, marge lisse, × 4800. — **S. scheffleri** Engl. : **4**, membrane aperturale verruqueuse, marge lisse, extrémité arrondie du sillon, × 2700. — **S. philippinensis** (Baill.) Rolfe : **5**, sillon de face, × 2800. — **Cathedra guianensis** Sandw.: **6**, vue polaire, × 2500. — **Phanerodiscus diospyroidea** Cap. : **7**, vue polaire, × 1500; **8**, structure de l'exine à l'aperture, × 7500. — **Cathedra grandiflora** Loes. : **9**, zone équatoriale comprise entre deux pores, × 2000; **10**, coupe de l'exine dans un pore, tectum épaissi (flèche), × 3750; **11**, structure de l'exine au pôle, × 10000. — **Anacolosa pervilleana** Baill. : **12**, vue polaire, × 2000; **13**, face interne de la membrane aperturale, × 10000; **14**, intercolpium, × 2000. — **Phanerodiscus perrieri** Cavaco var. **orientalis** Cav. & Ker. : **15**, tectum perforé dans l'intercolpium, × 10000. — **Anacolosa uncifera** Louis & Boutique : **16**, vue polaire, × 2500.


1
2
3
4
5
6
12
9
10
7
15
11
14
16
8

pondent à des regroupements tels que les filiations permettent de les définir (classification verticale) :

Série I : pollen à columelles courtes et larges, semblables entre elles;

Série II : pollen à columelles plus ou moins hautes et fines, souvent hétérogènes.

Les groupes sont décrits d'après les caractères des apertures, les dimensions du pollen et l'aspect de l'endexine; ils correspondent à des niveaux évolutifs qui n'indiquent pas nécessairement une grande parenté :

— **Groupe I** : pollen tricolporé subéquiaxe de dimensions relativement petites, à endexine partout présente et régulière, mais épaisse aux apertures.

— **Groupe II** : pollen pororé parfois colporé ou poré, le plus souvent bréviaxe, de petites dimensions, à endexine réduite dans l'intercolpium et régulière même sous l'annulus.

— **Groupe III** : pollen poré ou colpé, parfois colporé, soit de grandes dimensions, soit au contraire de très petite taille, longiaxe ou subéquiaxe, à endexine souvent absente (pollens colpés et porés *p.p.*), ou représentés uniquement à l'aperture (pollen colporé) ou partout présente, mais peu épaisse.

LES OLACACEÆ

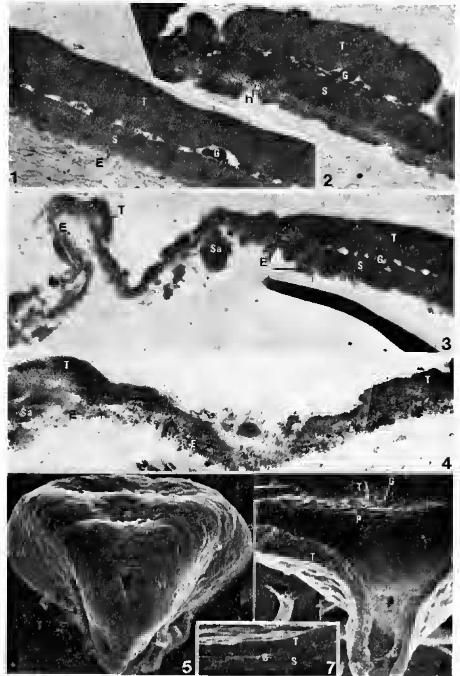
Les caractères polliniques des *Olacaceæ* confirment les grandes coupures taxonomiques établies par ENGLER (1894, 1897) et par SLEUMER (1935).

— Sous-famille **Disolacoideæ**
Pollen soit isopolaire et subsphérique ou bréviaxe, soit hétéropolaire et subsphérique, colpé, colporé ou dipolaroporé.

Tribu **Couleæ** : couche infratectale peu différenciée, partie superficielle de la sole très irrégulière; pas d'endexine.

Tribu **Heisterieæ** : couche infratectale amorphe; endexine présente notamment à l'aperture.

Tribu **Anacoloseæ** : couche infratectale grenue, soit avec des gros grains pyriformes radiaux intercalés de petits grains libres, soit avec de nombreux grains plus ou moins réguliers; endexine généralement partout présente.



Pl. 12. — **Scorodocarpus borneensis** Becc. : **1**, structure de l'exine lorsque le tectum est lisse et non perforé, endexine réduite, × 33000; **2**, structure de l'exine lorsque le tectum est perforé, endexine irrégulière et relativement épaisse, × 33000; **3**, coupe transversale d'une aperture et de la marge dans la région de l'équateur, × 24000. — **Strombosia scheffleri** Engl. : coupe transversale du sillon, nombreuses lamelles d'endexine orientées obliquement par rapport à la membrane aperturale, × 33000. — **Schœpfia chinensis** Gardn. & Champ. : **5**, pôle distal et aperture complexe de face × 2000; **6**, vue interne de l'exine au pôle proximal, pas d'aperture visible, × 3200; **7**, structure de l'exine dans un intercolpium, × 5400.

Tribu **Ximenieæ** : couche infratectale très épaisse constituée de nombreux lits de petits grains et de gros grains elliptiques radiaux; pas d'endexine.

— Sous-famille **Olacoideæ**
Pollen subisopolaire ou hétéropolaire, bréviaxe, poré ou dipolaroporé, rarement colporé, sinon avec un sillon allongé parallèlement à l'équateur.

Tribu **Olaceæ** : couche infratectale constituée de gros grains soudés à la sole et de petits grains sous-jascents au tectum; sole présentant de nombreux foramens avec des particules denses aux électrons; pas d'endexine sinon à l'aperture seulement; grains subisopolaires.

Tribu **Aptandreæ** : couche infratectale constituée d'éléments columellaires pyriformes; endexine partout présente; grains hétéropolaires de type *Proteaceæ.*

— Sous-famille **Schœpfioideæ**
Pollen hétéropolaire, subtétrahédrique, colporé, syncolporé au pôle proximal.

Tribu **Schœpfieæ** : couche infratectale de structure mixte, grenue et columellaire; endexine présente au moins sous les apertures, au pôle proximal notamment.

Outre les grandes coupures taxonomiques, les caractères du pollen permettent de regrouper les types polliniques selon la présence ou l'absence d'endexine dans l'intercolpium. De plus, ils contribuent à mettre en évidence certains rapports existant entre genres et entre tribus.

A. Tribus où l'endexine est présente dans l'intercolpium

1. Chez les *Heisterieæ* (*Heisteria*, *Aptandropsis*), le pollen varie de isopolaire lisse à hétéropolaire ornementé. Il est colpé quand il est lisse aux pôles et colporé avec de très larges endoapertures et un sillon plus ou moins court lorsqu'il est verruqueux au pôle distal, réticulé au pôle proximal. Le pollen rappelle alors celui des *Aptandreæ* où les deux pôles ont toutefois une ornementation comparable, mais plus grossière au pôle distal qu'à l'autre.

Dans cet ensemble *Heisterieæ* et *Aptandreæ*, lorsqu'il y a forte hétéropolarie, les ectoapertures sont réduites, subéquatoriales toutes entières sur la face distale, subtriangulaires ou allongées parallèlement à l'équateur; les ectoapertures sont très nettement différenciées; il y a une couche infratectale bien distincte de la sole et l'endexine est épaisse, que le tectum soit lisse ou perforé.

2. Le pollen de *Chaunochiton* (*Heisterieæ*) est le seul de la famille dont la couche infratectale soit columellaire et la sole hétérogène, entièrement



Pl. 13. — **Strombosia scheffleri** Engl. : **1,** coupe transversale équatoriale d'un sillon et de la marge, nombreuses lamelles d'endexine dans l'intine à l'aperture, × 40000; **2, 3,** structure de l'exine dans un intercolpium, × 33000. — **Phanerodiscus diospyroidea** Cap. : **4,** coupe passant par un pore, membrane aperturale déchirée, × 10000; **5,** structure de l'exine dans un intercolpium, × 20000. — **Anacolosa pervilleana** Baill. : **6,** coupe transversale de la marge, × 33000.

constituée d'amas plus ou moins soudés entre eux. C'est des pollens d'*Heisteria* et des *Anacoloseæ* qu'il se rapproche le plus par l'isopolarie, les apertures internes, elliptiques, allongées parallèlement au sillon, le tectum parfois irrégulier dans sa partie profonde.

Chaunochiton a été classé dans la même tribu que *Heisteria* par ENGLER (1894) et par SLEUMER (1935) mais rapproché des *Anacoloseæ* par ENGLER (1897) puis par REED (1955). L'endexine épaisse qui présente de nombreuses cavités ou hiatus rappelle celle du pollen des *Anacoloseæ* (*Strombosia*) et des *Aptandreæ* desquelles FAGERLIND rapprochait le genre (1948).

3. Chez les *Anacoloseæ*, le pollen est de deux types principaux :

— colporé (rarement colporoïdé ou colpé, *Strombosia*) avec de l'endexine bien représentée aux apertures et dans les régions où le tectum est perforé, mais extrêmement ténue parfois même absente, là où le tectum est lisse non perforé (*Scorodocarpus*); lorsque le pollen est colpé et subisopolaire (*Strombosia*) il rappelle celui des *Heisterieæ*; la couche infratectale très hétérogène, grenue ressemble à celle des *Couleæ* et la sole largement fragmentée sous la marge est proche de celle de *Chaunochiton*;

— dipolaroporé (rarement triporé, *Brachynema*) avec de l'endexine épaisse sous tout le pollen bien que ce dernier soit tecté lisse à peine perforé. Là, la couche infratectale grenue est régulière et la sole simplement endosculptée à la base sous la marge; les apertures parfois elliptiques et équatoriales d'*Anacolosa* rappellent celles de *Brachynema*. C'est encore aux grains colporés de *Scorodocarpus* que ces pollens porés se rattachent.

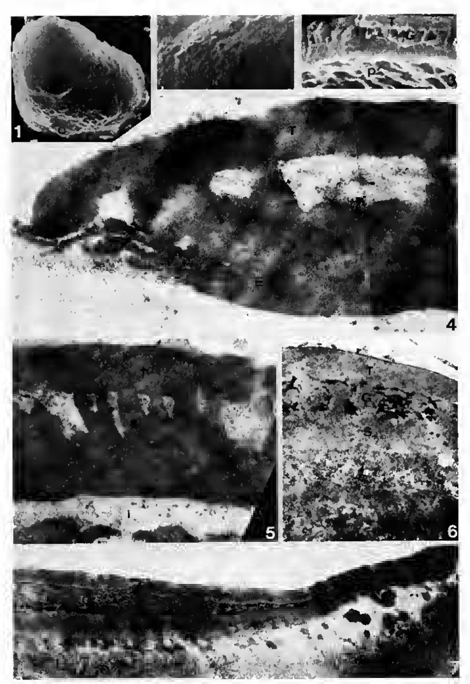
Ainsi, les pollens des deux tribus *Heisterieæ* et *Anacoloseæ* présentent des rapports entre eux (schéma 2).

B. Tribus où l'endexine est généralement absente dans l'intercolpium

1. Dans les *Couleæ* le pollen varie de tricolpé à tricolporoïdé (*Minquartia p.p.*) et de façon continue de isopolaire (*Minquartia* à *Coula p.p.*) à hétéropolaire ornementé au pôle distal au moins (*Coula p.p.*, *Ochanostachys*); ce pollen bien que tecté lisse rappelle celui des *Heisterieæ*.

2. Très remarquable dans la structure de sa couche infratectale, le pollen de *Ximenia* (*Ximenieæ*) rappelle d'une part celui d'*Anacolosa*, par ses strates de petits grains de sporopollenine, d'autre part celui des *Couleæ* par ses gros amas elliptiques et radiaux, parfois soudés à la sole. Son système apertural est celui de *Minquartia p.p.*

3. Les particules denses aux électrons de la sole des trois genres *Olax*, *Liriosma* et *Ptychopetalum* (*Olaceæ*) sont un caractère exclusif et constant de cette tribu. Toutefois, la structure grenue de la couche infratectale du pollen poré des espèces asiatiques d'*Olax* est plus simple que celle des grains colporés des espèces australiennes. Chez *Ptychopetalum*, elle est réduite à la couche de gros grains. Chez les *Olaceæ* il y a de l'endexine à l'aperture



Pl. 14. — **Anacolosa parvilleana** Baill. : **1**, endexine endosculptée aux pôles et dans les intercolpiums et lisse aux angles du pollen entre deux pores, × 2000; **2**, détail de l'endexine dans un angle du pollen vers l'équateur, × 8000; **3**, détail de l'exine dans un intercolpium, endexine endosculptée, × 8000; **4**, lamelles d'endexine à l'aperture et membrane aperturale tectale, × 55000; **5**, structure de l'exine dans un intercolpium, couche infratectale tendant à être columellaire, × 33000. — **Ximenia perrieri** Cav. & Ker. : **6**, coupe transversale de la marge, × 55000; **7**, coupe transversale équatoriale de l'exine, délamination de la sole, quelques grains de sporopollenine dans l'intine vers l'aperture, × 27500.

Perforations du xylème secondaire	Pollen	*Icacinaceæ* — Insertions foliaires: trilacunaires	*Icacinaceæ* — Insertions foliaires: unilacunaires	*Olacaceæ* — Insertions foliaires: tri- ou pentalacunaires	*Olacaceæ* — Insertions foliaires: unilacunaires
Simples	Poré		*Phytocreneæ : Chlamydocarya, Miquelia, Phytocrene, Polycephalium, Pyrenacantha, Stachyanthus.* *Sarcostygmateæ : Sarcostigma* *Iodeæ : Iodes, Mappianthus, Natsiatopsis, Natsiatum, Polyporandra.* *Icacineæ · Rhyticaryum.*	*Olaceæ : Ptychopetalum, Liriosma.*	*Aptandheæ : Aptandra, Harmandia, Ongokea* *Anacoloseæ : Anacolosa, Cathedra, Ph nerodiscus.*
	Colporé		*Icacineæ : Alsodeiopsis, Humirianthera, Icacina, Lavigeria, Leretia, Rhaphiostylis.*	*Ximenieæ : Ximenia.*	*Schœpfieæ : Schœpfia.* *Olaceæ : Olax.*
	Colpé		*Iodeæ : Hosiea.* *Icacineæ : Desmostachys, Mappia, Merrilliodendron, Nothapodytes, Pleurisanthes.*		
Scalariformes et simples	Poré	*Icacineæ : Codiocarpus, Discophora, Gastrolepis, Gomphandra, Gonocaryum, Grisollea, Hartleya, Irvingbaileya, Medusanthera, Whitmorea, Stemonurus.*			
	Colporé	*Icacineæ : Lasianthera, Leptaulus.*		*Anacaloseæ : Diogoa, Scorodocarpus, Strombosia, Strombosiopsis, Tetrastylidium.*	
	Colpé			*Anacoloseæ : Strombosia.* *Couleæ : Coula, Curupira, Minquartia, Ochanostachys.*	*Heisterieæ : Chaunochiton.*
Scalariformes	Poré				
	Colporé	*Icacineæ : Anisamallon, Apodytes, Calatola, Cantleya, Cosimirella, Cassinopsis, Citronella, Dendrobangia, Emmotum, Oecopetalum, Ottoschulzia, Pennantia, Pittosporopsis, Platea, Poraqueiba, Pseudobotrys.*			
	Colpé				*Heisterieæ : Heisteria.*

Tableau III : Répartition des types polliniques des **Icacinaceæ** et des **Olacaceæ** en rapport avec les caractères anatomiques, perforations du bois et insertions foliaires (d'après Reed, 1955; Lobreau-Callen, 1973, 1975).

TABLEAU IV : RAPPORTS DES CARACTÈRES POLITIQUES AVEC CEUX DE LA CLASSIFICATION DES OLACACEÆ

SOUS-FAMILLE	*Dysolacoideæ*								*Olacoideæ*			*Schœpfioideæ*		
TRIBUS	*Couleæ*		*Heisterieæ*		*Anacoloseæ*			*Ximenieæ*	*Olaceæ*		*Aptandreæ*	*Schœpfieæ*		
BIOLOGIE : espèces	Autotrophes							Hémiparasites de racines						
PERFORATIONS DU BOIS	Scalariformes et simples ou scalariformes seulement						Simples	Simples	Simples		Simples	Simples		
STÈLES FOLIAIRES	Trilacunaires		Unilacunaires		tri- ou pentalacunaires		Unilacunaires	Trilacunaires	Rarement trilacunaires unilacunaires		Unilacunaires			
ÉTAMINES	15-8	20-12	10-5	5	10	5-4		10	10-3 + 0-6 staminodes		5-4	6-4		
CYCLES D'ÉTAMINES	2	2 ou 3 (dédoublement des E opposipétales)	2 ou 1 (alternipétales)	1 (oppositipétales)	1	1 (oppositipétales dédoublées dans *Scorodocarpus*)		2	2 ou 1 (oppositipétales)		1 (oppositipétales)	1		
TÉGUMENTS AUTOUR DE L'OVULE	2		2		2	1	2	2 soudés	0		0	0		
OVAIRE	Supère		Supère		Supère ou semi-infère			Supère	Semi-infère		Semi-infère	Infère		
POLLEN COLPÉ	*Curupira*[1] *Minquartia*	*Coula* *Ochanostachys*	*Aptandropsis* *Heisteria*	*Chaunochiton*	*Scorodocarpus* p.p.	*Strombosia* p.p.								
POLLEN COLPORÉ OU COLPOROÏDÉ					*Scorodocarpus* p.p.	*Tetrastylidium* *Strombosiopsis* *Diogoa* *Strombosia* p.p.		*Ximenia*	*Olax* p.p. (espèces australiennes)		*Aptandra* (rare)	*Schœpfiopsis*	*Schœpfia* sect. *Codonium*	*Schœpfia*
POLLEN PORÉ OU POROÏDÉ						*Brachynema*[2]	*Anacolosa* *Phanerodiscus* *Cathedra*			*Ptychopetalum* *Olax* p.p. (espèces non australiennes) *Liriosma*	*Aptandra* *Ongokea* *Harmandia*			
COUCHE INTRATECTALE	Indifférenciée		Indifférenciée	Columelles	Grains			Grains	Grains	Grains	Grains	Grains		
ENDEXINE DANS L'INTERCOLPIUM	0		+		+		+	0	0	0 (sauf aperture)	+	0	0 (sauf aperture)	+
I = ISO-; H = HÉTÉROPOLARIE	I	H	(I) — H	I	I		I	I	H	I	H	H		
BRÉVIAXIE	0		0	+	0		+	0	+	+	+	+		

1. Le genre *Curupira* est actuellement classé dans les *Olaceæ* (BLACK, 1948), mais les caractères de son pollen sont ceux des *Dysolacoideæ*, tribu des *Couleæ*. Or l'autotrophie, les caractères floraux (8 à 12 étamines libres et disposées sur plusieurs cycles, anthères réduites mucronées toutes fertiles, ovaire à 4 loges incomplètes, 1 ovule par loge, stigmate sessile), les caractères fructifères (endocarpe spongieux), les caractères du bois (perforations scalariformes et simples, rayons hétéroxylés du type III, REED, 1955), distinguent nettement le genre *Curupira* des *Olaceæ* et le rapprochent du genre *Minquartia* de la tribu des *Couleæ*.

2. Le pollen du genre *Brachynema* est exceptionnel dans la tribu des *Anacoloseæ*, notamment par ses grandes dimensions, ses apertures simples, pores elliptiques. Mais son ornementation est comparable à celle des pollens de *Strombosiopsis* et de *Diogoa (Anacoloseæ)*, par ses apertures simples elliptiques le pollen rappelle celui des *Olacoideæ (Ptychopetalum, Harmandia)* dont l'ornementation est également proche. Mais par les caractères floraux, *Brachynema* ne peut pas être une *Olacoideæ*. En 1859, BENTHAM classait le genre dans les « *Ebenaceæ dubiæ* » Le pollen, toutefois, diffère de celui des *Ebenaceæ* où les grains sont colporés, plutôt longiaxes, où l'exine est relativement épaisse. . Les caractères polliniques de *Brachynema* (membrane aperturale granuleuse, exine rugulo-réticulée, apertures simples, elliptiques) sont ceux de nombreuses *Olacaceæ*; ses caractères floraux et fructifères en font une *Anacoloseæ*.

que le pollen soit pororé et poré ou dipolaroporé. Par son tectum lisse à peine perforé, le pollen de la tribu se rapproche des *Couleæ*.

4. Un seul genre *Schœpfia* dans la tribu des *Schœpfieæ*, mais scindé en trois sections :

— *Codonium* où le pollen a une sole extrêmement ténue (*Schœpfia mexicana*, FEUER, 1977) pouvant être réduite à l'équateur à un feuillet (*S. obliquifolia*); l'endexine n'est présente qu'au niveau des apertures;

— *Schœpfia* où le pollen présente une sole relativement épaisse paraissant recouverte de quelques traces d'endexine dans l'intercolpium (*S. fragrans*, FEUER, 1977); l'endexine est épaisse au niveau des apertures;

— *Schœpfioipsis* où le pollen a une sole constituée de nombreux amas soudés entre eux (*S. jasminodora*, FEUER, 1977, *S. chinensis*, Pl. 12, *7*). dans trois espèces (*Schœpfia* sect. *Schœpfiopsis*).

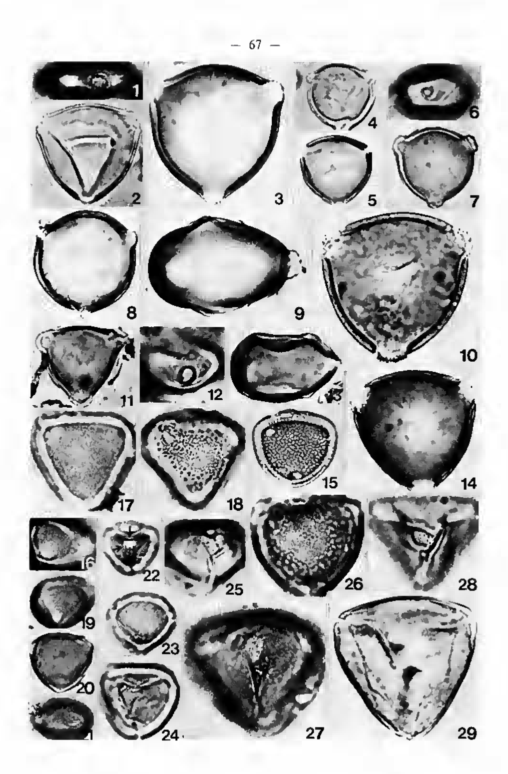
Le pollen hétéropolaire de *Schœpfia* peut être comparé à celui des *Couleæ* par sa symétrie, son tectum lisse et massif, sa couche infratectale; il rappelle également celui du genre *Heisteria p.p.* malgré l'ornementation de son exine. Mais dans toute la famille, c'est le seul genre où la syncolpie est pleinement réalisée au pôle proximal.

Les types polliniques des *Couleæ*, *Ximenieæ*, *Olaceæ* et *Schœpfieæ* s'enchaînent donc tous entre eux (schéma 3).

En conclusion, les types morphologiques polliniques rencontrés dans les *Olacaceæ* actuelles se répartissent en deux séries selon qu'il y ait ou non de l'endexine (schémas 1-3); au sein de chaque série les caractères se relient entre eux selon plusieurs modes, résumés dans les schémas 1, d'après la forme et les apertures, et 2-3, d'après l'ultrastructure de l'exine dans l'intercolpium chez les grains avec endexine (2) ou sans endexine (3).

Ces 2 séries présentent entre elles de nombreuses affinités mais les rapports sont confus au niveau des petits pollens colpés des *Heisterieæ* et des *Couleæ*.

Pl. 15. — **Olax humbertii** Cav. & Ker. : **1,** pore de face. — **O. scandens** Roxb.: **2,** coupe optique équatoriale. — **O. eminensis** Bak. : **3,** coupe optique équatoriale. — **O. acuminata** Wall. : **4,** vue polaire. — **O. obtusifolia** Wildem. : **5,** coupe optique équatoriale. — **O. wightiana** Wall. : **6,** pore de face. — **O. lanceolata** Cav. & Ker. : **7,** coupe optique équatoriale. — **Liriosma crassa** Monach. : **8,** coupe optique équatoriale. — **Olax eminensis** Bak.: **9,** coupe optique méridienne passant par une aperture et les amincissements polaires. — **Liriosma singularis** (Vell.) Mackr. : **10,** coupe optique équatoriale, couche infratectale grenue. — **Olax gambecola** Baill. : **11,** coupe optique équatoriale. — **Liriosma acuta** Miers : **12,** aperture de face; **13,** coupe optique méridienne passant par un pore. — **L. guianensis** Engl. : **14,** coupe optique équatoriale. — **Ptychopetalum anceps** Oliv. : **15,** vue polaire; **16,** deux apertures polaires à un angle du pollen. — **P. uncinatum** Anselmino : **17,** vue polaire. — **P. petiolatum** Oliv. : **18,** vue polaire. — **P. olacoides** Benth. : **19,** une aperture équatoriale ; **20,** coupe optique équatoriale; **21,** intercolpium et une aperture. — **Schœpfia haitiensis** Urb. & Britt. : **22,** pôle proximal, épaississement soudés deux à deux (flèches); **23,** intercolpium. — **S. pringlei** Rob. : **24,** pôle proximal. — **S. parvifolia** Planch. : **25,** aperture complexe de face. — **S. brasiliensis** A. DC. : **26,** pôle distal; **27,** aperture complexe de face. — **S. fragrans** Wall. : **28,** pôle proximal. — **S. chinensis** Gardn. & Champ. : **29,** coupe optique subéquatoriale. (Tous × 1000).


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29

Comme dans le cas des *Icacinaceæ* (LOBREAU-CALLEN, 1972, 1973) nous allons tenter de rechercher les niveaux évolutifs des divers types polliniques et de préciser les rapports entre les séries, en tenant compte des autres caractères botaniques.

II. CORRÉLATIONS ENTRE LE POLLEN ET LES AUTRES CARACTÈRES BOTANIQUES

Chez les *Icacinaceæ* et les *Olacaceæ* les caractéres végétatifs, anatomie du bois et type d'insertion foliaire varient parallèlement avec les types polliniques et notamment les apertures. Nous retrouvons alors les trois groupes qui correspondent à la classification verticale déjà définie dans les *Icacinaceæ*. D'autre part, ces variations anatomiques sont généralement accompagnées d'une tendance à la gamopétalie particulièrement bien exprimée chez les *Olacaceæ* (*Aptandreæ, Olaceæ, Schœpfieæ*).

Alors que dans les *Icacinaceæ*, aux perforations scalariformes correspondent des petits pollens isopolaires colporés, dans les *Olacaceæ* au contraire, à ces mêmes perforations correspondent des pollens hétéropolaires (*Heisteria*) colpés pour la plupart; dans les deux cas, l'endexine est présente. De plus, dans les *Icacinaceæ*, lorsqu'il y a perforations simples, il y a généralement porie ou colpie et les grains sont de grandes dimensions souvent dépourvus d'endexine entraînant la perte des endoapertures; dans les *Olacaceæ*, il y a le plus souvent colporie ou porie et la couche endexinique est partout présente ou localisée sous les apertures; toutefois elle est absente dans trois espèces (*Schœpfia* sect. *Schœpfiopsis*).

Dans les *Icacinaceæ* (tabl. III) en même temps qu'il y a simplification dans le système de perforations du bois et dans le nombre de stèles foliaires, il y a réduction de la structure interne de l'exine entraînant la perte de l'aperture interne (LOBREAU-CALLEN, 1975 *a*, *b*; 1977; 1978).

Par contre, dans les *Olacaceæ*, les rapports sont beaucoup plus complexes : les grains avec ou sans endexine, l'hétéropolarie et la colpie sont répartis diversement dans les groupes définis par l'anatomie du bois. Il ne semble donc pas y avoir chez les *Olacaceæ* de liens étroits entre les caractères du bois et les caractères du pollen (tabl. III).

Si les caractères végétatifs corrélatifs de ceux du pollen ont permis de définir des niveaux évolutifs chez les *Icacinaceæ*, il n'en est pas de même chez les *Olacaceæ* où d'autres caractères doivent être envisagés.

1. De nombreux genres et tribus d'*Olacaceæ* sont parasites (tabl. IV) : *Anacolosa, Cathedra, Phanerodiscus* chez les *Anacoloseæ, Aptandreæ, Olaceæ, Schœpfieæ, Ximenieæ* (REED, 1955). Il s'agit d'un phénomène d'adaptation (KUIJT, 1968, 1969). Les pollens correspondants sont les plus bréviaxes de la famille (*Aptandreæ, Olaceæ, Schœpfieæ, Anacoloseæ p.p.*) et beaucoup sont fortement hétéropolaires (*Aptandreæ, Olaceæ p.p., Schœpfieæ*) ou porés (*Aptandreæ, Olaceæ p.p., Anacoloseæ p.p.*). Ces caractères polliniques bréviaxie, hétéropolarie, porie apparaissent donc comme dérivés. C'est d'ailleurs ce que VAN CAMPO a déjà indiqué en 1976. Les types polli-

niques des genres parasites se rencontrent dans les deux séries (schémas 1 à 3), l'une sans endexine dans l'intercolpium (*Olaceæ*, *Schœpfieæ*, *Ximenieæ*), l'autre avec de l'endexine partout présente (*Anacoloseæ*, *Aptandreæ*).

Outre l'adaptation au parasitisme, plusieurs caractères dans la morphologie florale de même que la répartition géographique viennent appuyer l'hypothèse du caractère dérivé des pollens bréviaxes, hétéropolaire et poré (tabl. IV) :

— soudures des téguments entourant l'ovule (*Ximenia*) et réduction de leur nombre à 1 (*Strombosia*, *Anacoloseæ*), à 0 (*Aptandreæ*, *Olaceæ*, *Schœpfieæ*);

— redressement des ovules qui sont alors hémitropes (*Anacoloseæ p.p.*, ex. *Anacolosa*, Fagerlind, 1947) et orthotropes (*Schœpfieæ*);

— ovaire semi-infère (*Anacoloseæ p.p.*) ou infère (*Schœpfieæ*);

— réduction du nombre des étamines normalement disposées sur deux cycles (diplostémonie) (Baillon, 1862) par perte partielle (*Olaceæ*) ou totale (*Anacoloseæ*, *Aptandreæ*, *Schœpfieæ*) du cycle le plus externe;

— soudure des filets des étamines oppositipétales aux pétales (*Anacoloseæ*, *Schœpfieæ*) ou des filets entre eux formant ainsi un tube staminé (*Aptandreæ*);

— tendance à la zygomorphie de l'androcée (*Olaceæ*);

— réduction du nombre de carpelles.

Les genres correspondants sont de climat subtropical, parfois relativement sec (*Ximenia*) ou tempéré chaud (*Schœpfia*).

2. Chez les espèces autotrophes, le pollen est isopolaire ou hétéropolaire.

a) Lorsque le pollen est isopolaire et de petites dimensions, la morphologie florale est généralement la suivante (tabl. IV) :

— le nombre de téguments entourant l'ovule est de deux, bien distincts;

— les ovules sont anatropes;

— l'ovaire est supère;

— les étamines sont disposées sur deux cycles, le plus interne étant oppositipétale;

— les filets des étamines sont libres;

— l'androcée est actinomorphe;

— le nombre de carpelle est de 4 ou 5.

Les espèces sont tropicales humides (Amazonie, Ouest-africain).

Le pollen est soit colpé, *Chaunochiton*, *Heisteria p.p.* (*H. densifrons*), *Strombosia p.p.*, *Curupira*, *Minquartia p.p.*, soit colporoïdé ou colporé (*Minquartia p.p.*, *Anacoloseæ p.p.*), généralement subsphérique, parfois bréviaxe (*Chaunochiton*). Les espèces présentent soit les deux cycles d'étamines de base dans la famille (Baillon, 1886, Stauffer, 1961) : *Minquartia*, *Heisteria densifrons*, *Curupira*, soit un seul cycle d'étamines (*Chaunochiton*,

Anacoloseæ à insertions foliaires trilacunaires), *Scorodocarpus, Diogoa, Strombosiopsis, Tetrastylidium, Strombosia p.p.*). Dans l'ovule, le nombre de téguments généralement de 2, n'est que de 1 chez *Strombosia* et l'ovaire est semi-infère dans la plupart des *Anacoloseæ*; les ovules sont anatropes et ont un funicule; toutefois ce dernier est absent chez *Chaunochiton*; l'ovaire n'est presque totalement cloisonné que dans le genre *Minquartia* où il présente 4 (3 à 5) carpelles. Comme dans le cas précédent, le pollen présente de l'endexine (*Heisteria densifrons, Chaunochiton, Anacoloseæ p.p.*) ou en est totalement dépourvu (*Minquartia*). D'autre part, les genres *Minquartia* et *Heisteria* ne se différencient que par les caractères floraux : accrescence du calice, ovaire tricarpellaire cloisonné dans sa moitié supérieure chez *Heisteria.*

L'accrescence du calice dans le fruit existe dans plusieurs tribus des *Olacaceæ*.

Chez les *Heisterieæ* : dans le genre *Heisteria*, les 5 lobes sont encore reconnaissables dans le genre plus différencié *Chaunochiton* où le pollen a une endexine épaisse, les lobes ne se discernent même plus.

Chez les *Aptandreæ* où les lobes du calice ne sont pas distincts : par l'ensemble de ses caractéres polliniques et floraux, cette tribu paraît dérivée des *Heisterieæ* dont le genre *Aptandropsis* a déjà des fruits de type *Aptandra.*

Chez les *Anacoloseæ*, l'accrescence du calice n'est visible que chez *Cathedra;* elle est parfois suppléée par celle du disque dans des genres hautement différenciés (*Cathedra, Phanerodiscus*), parasites, á pollen poré, bréviaxe, avec une épaisse couche d'endexine.

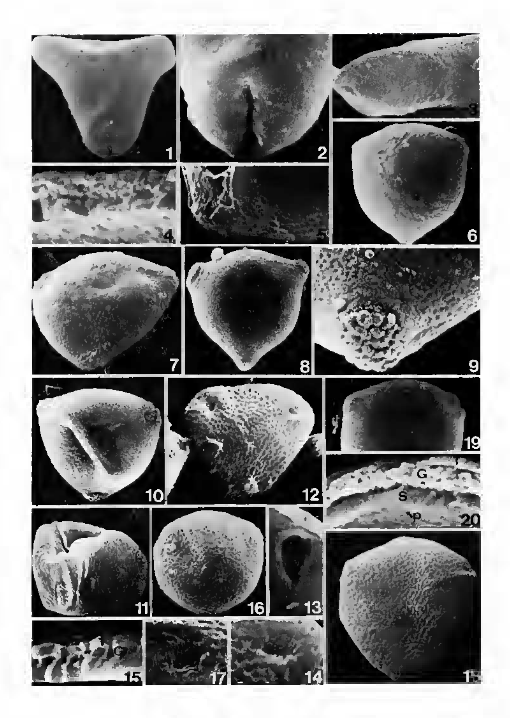
Chez les *Olaceæ*, le fruit est enfermé dans le disque qui est devenu charnu dans les genres à pollen poré et á fleurs dont l'androcée tend à la zygomorphie.

Chez les *Olacaceæ*, il n'y a donc accrescence du calice (ou du disque) à la fructification que dans les genres hautement différenciés. Ainsi, il semble difficile d'attribuer un caractére archaïque au genre *Heisteria* et le pollen colpé à endexine apparaît donc dérivé dans toutes les *Olacaceæ*.

Dans le genre *Heisteria*, les 5 étamines alternipétales aprés réduction d'un cycle interne, l'absence de fragmentation ou d'endosculpture de la sole sous la marge qui rappelle nos observations faites chez les grains porés, deviennent autant de caractères que nous comprenons mieux en admettant qu'ils sont dérivés.

D'après leurs caractéres floraux, les genres á pollens colporés ou col-

Pl. 16. — **Olax aphylla Br.** : **1**, vue subpolaire, × 1300; **2**, sillon de face, × 3000; **3**, intercolpium. — **O. andronensis** Bak. : **4**, cassure de l'exine, structure grenue, × 11000; **5**, tectum perforé dans l'intercolpium, × 5000; **6**, vue polaire, × 2100. — **O. imbricata** Roxb. : **7**, vue subpolaire, × 2200. — **O. nana** Wall. : **8**, vue polaire, × 2000; **9**, aperture elliptique, membrane verruqueuse, × 6000. — **O. psilachorum** (Lam.) Vahl : **10**, vue polaire, × 1500; **11**, aperture elliptique, × 1500. — **Ptychopetalum petiolatum** Oliv. : **12**, vue polaire, × 2000; **13**, vue interne d'une aperture elliptique, × 3500; **14**, membrane aperturale finement verruqueuse, marge lisse, × 5000; **15**, structure de l'exine, couche infratectale tendant à être columellaire, × 8000. — **P. anceps** Oliv. : **16**, vue polaire, × 3000. — **P. olacoides** Benth. : **17**, membrane aperturale, × 6000; **18**, vue polaire, × 2000. — **Liriosma acuta** Miers : **19**, vue polaire partielle, × 1500; **20**, fragment d'exine montrant la couche infratectale grenue × 10500.



1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
12
19
G
S
P
20
11
16
13
15
17
14

poroïdés avec endexine (*Anacoloseæ*) comme ceux à pollens colpés, bréviaxes (*Chaunochiton*) sont dérivés. D'autre part, c'est dans le genre *Minquartia*, à pollen colpé ou colporoïdé sans endexine que les caractères sont les plus archaïques.

b) Lorsque le pollen est hétéropolaire (*Heisteria p.p.*, *Aptandropsis*, *Strombosia p.p.*, *Coula*, *Ochanostachys*), donc différencié, il est subsphérique et colpé. Dans la fleur, le nombre d'étamines est réduit par perte du cycle interne (*Heisteria p.p.*) ou du cycle externe (*Strombosia p.p.*) ou augmenté par dédoublement du cycle interne (Baillon, 1886; Stauffer, 1961) : *Coula*, *Ochanostachys*. L'ovaire est à un tégument et semi-infère (*Strombosia*). Comme dans le cas des espèces parasites, le pollen peut présenter de l'endexine (*Heisteria*, *Strombosia*, *Aptandropsis*), ou en être totalement dépourvu (*Coula*, *Ochanostachys*).

Par leurs caractères floraux et par l'hétéropolarie de leur pollen, les genres *Heisteria p.p.*, *Aptandropsis*, *Strombosia p.p.*, *Coula*, *Ochanostachys* apparaissent dérivés bien que les grains soient généralement colpés.

L'ensemble de ces observations tend à montrer que les pollens colporés avec endexine sont plus différenciés que les pollens colpés avec endexine. Cette interprétation correspond au schéma de Doyle (1969) concernant l'ordre géologique d'apparition des types polliniques.

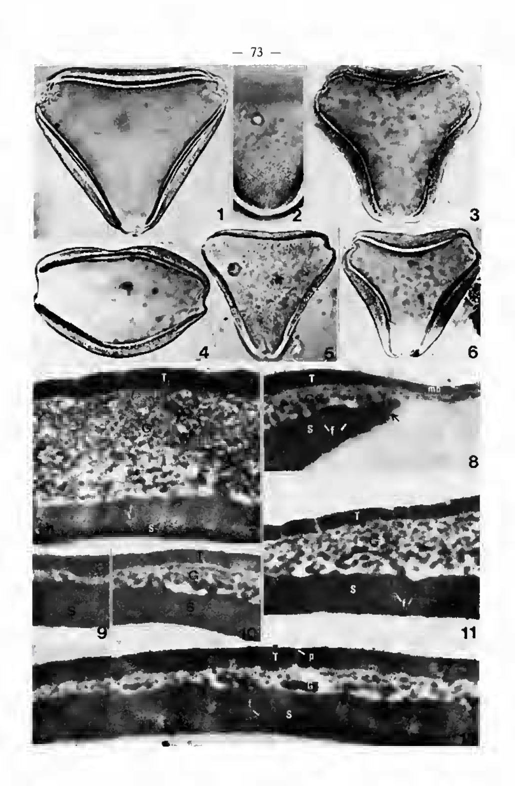
En outre, le cas des pollens colpés est remarquable : lorsqu'il y a de l'endexine (*Heisteria*, *Strombosia*, *Chaunochiton*), il s'agit clairement de genres bien différenciés, tant par la morphologie florale que par le contour du pollen bréviaxe (*Chaunochiton*) ou hétéropolaire (*Strombosia*, *Heisteria p.p.*). Lorsqu'il n'y a pas d'endexine (*Couleæ*), un seul caractère floral peut être interprété comme dérivé ; le dédoublement du cycle interne d'étamines, le cycle externe étant bien développé et dans ce cas, le pollen est hétéropolaire.

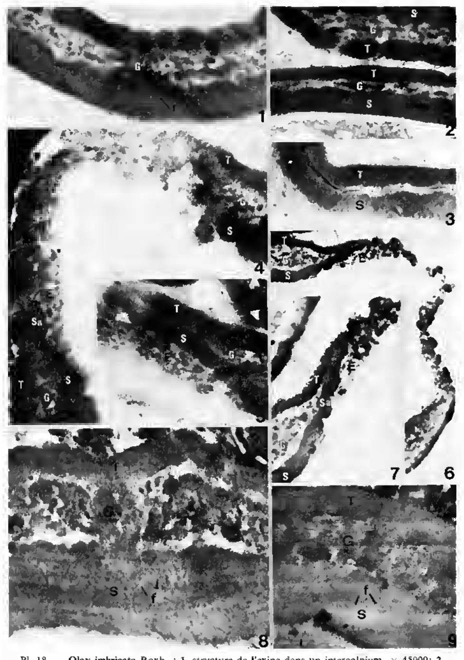
Les caractères floraux corrélatifs de l'adaptation au parasitisme, permettant d'indiquer différentes tendances évolutives dans les types polliniques des *Olacaceæ*, il nous est possible maintenant d'analyser les variations observées dans les séries.

Série A : pollen généralement dépourvu d'endexine dans l'intercolpium au moins à l'exception de 3 espèces de la sect. *Schœpfia*; il n'y a d'endexine sous les apertures que dans les espèces parasites.

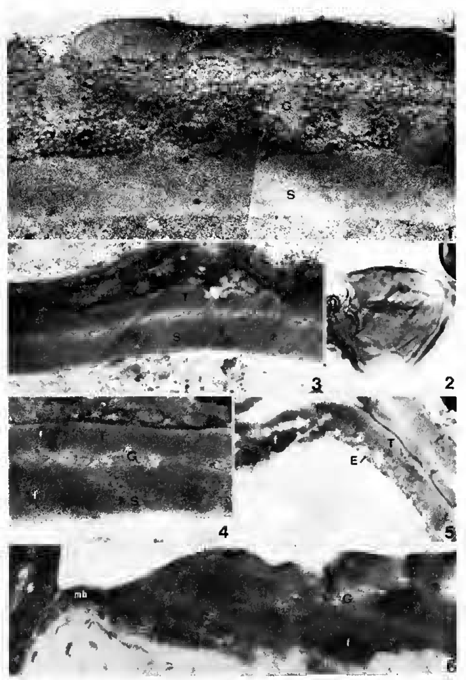
— Chez les *Couleæ* et les *Ximenieæ*, l'inflorescence la plus simple se rencontre dans les genres *Minquartia*, *Curupira* et *Ximenia* à pollens isopolaires mais la fleur n'est totalement pentamère que dans le genre *Minquartia* où le pollen est le plus souvent tricolpé. Dans tous les autres genres

Pl. 17. — **Olax stricta** R. Br. : **1**, coupe optique équatoriale, × 1000. — **O. benthamiana** Miq.: **2**, sillon, × 1000; **3**, coupe optique équatoriale, structure grenue, × 1000; **4**, coupe optique méridienne, amincissement polaire, × 1000. — **O. phyllanthyi** R. Br. : **5**, coupe optique équatoriale, × 1000. — **O. retusa** Muell. : **6**, coupe optique équatoriale, × 1000. — **O. stricta** R. Br. : **7**, structure de l'exine dans un intercolpium, × 20000; **8**, structure de l'exine à l'aperture, sole endosculptée (flèche), × 27000; **9**, exine aminci au pôle, × 20000; **10**, enchaînement de grains dans la couche infratectale, × 20000; **11**, exine dans l'intercolpium, × 20000; **12**, structure de l'exine à proximité de l'amincissement polaire, × 28200.


1
2
3
4
5
6
T
G
S
T
mb
G
S
f
8
T
G
S
9
10
T
G
S
f
11
T
p
G
f
S



Pl. 18. — **Olax imbricata** Roxb. : **1**, structure de l'exine dans un intercolpium, × 45900; **2**, exine vers l'amincissement polaire, × 27000; **3**, exine à l'amincissement polaire, × 40000; **4**, coupe méridienne passant par une aperture, × 40000; **5**, détail de la structure de l'exine sous la marge, × 70000. — **Liriosma acuta** Miers : **6**, coupe méridienne d'une aperture, × 10000; **7**, détail de la structure de l'exine à la marge, × 17000; **8**, structure de l'exine dans un intercolpium, × 27000; **9**, exine au pôle, × 27000.



Pl. 19. — **Ximenia perrieri** Cav. & Ker. : **1**, structure de l'exine dans un intercolpium, × 90000. — **Brachynema ramiflorum** Benth. : **3**, vue polaire, × 1000. — **Ptychopetalum olacoides** Benth. : **2**, exine dans un intercolpium, × 27000; **4**, détail de l'exine, nuage de foramens, × 42000; **5**, coupe méridienne dans la marge, endexine, × 20000; **6**, coupe transversale équatoriale d'une aperture et de la marge, sole endosculptée, endexine, × 40000.

les inflorescences sont plus complexes, le nombre d'étamines plus élevé, et le pollen est hétéropolaire.

— Dans les genres d'*Olaceæ*, l'inflorescence est généralement plus complexe dans les espèces d'Asie-Océanie dont le pollen a des apertures simples avec quelques traces d'endexine à l'aperture; les fleurs sont solitaires dans les espèces australiennes du genre *Olax* dont le pollen a une aperture complexe et totalement déprouvue d'endexine.

— Chez les *Schœpfieæ* (*Schœpfia*), l'endexine n'est partout présente que dans la sect. *Schœpfia* et est seulement localisée à l'aperture dans la sect. *Codonium*; dans ces sections les bractées et la préfeuille sont soudées entre elles en involucre à la floraison. L'endexine est totalement absente lorsqu'il n'y a pas d'involucre (*Schœpfiopsis*).

Dans cette série, l'apparition d'endexine est corrélative de la réduction progressive du nombre des étamines sur les deux cycles : remplacement des étamines par des staminodes avec zygomorphie de l'androcée, puis disparition d'un cycle externe d'étamines; en même temps, il y a apparition d'un involucre de bractée et préfeuilles à la floraison, soudures des pétales (ou tépales) et des filets des étamines aux pétales; la graine est généralement pourvue de 3 (2 à 4) cotylédons, mais par réductions chez certains parasites il n'y en a que 2 (*Ximenia*).

Série B : pollen avec de l'endexine partout présente.

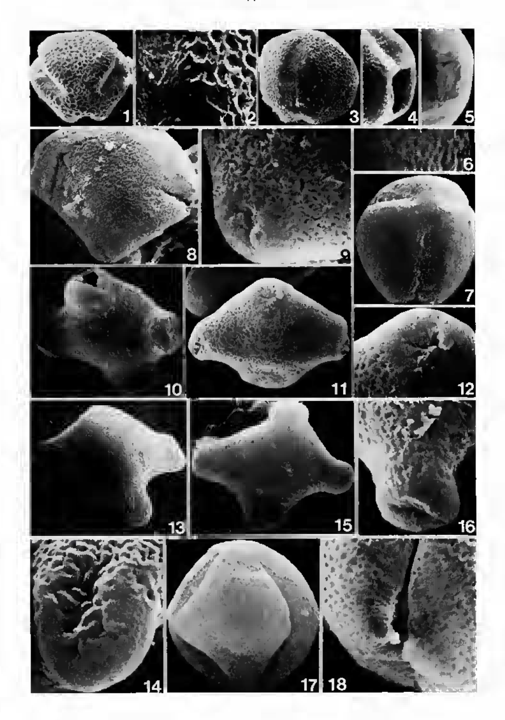
— Dans les *Heisterieæ*, chez *Heisteria*, l'endexine est relativement ténue chez *H. parvifolia* dont le pollen est faiblement hétéropolaire et plus épaisse chez *H. silvanii* (Feuer, 1977) dont les grains sont nettement hétéropolaires; de plus, l'hétéropolarie est particulièrement importante dans les espèces à 5 étamines (ex. *H. pentandra*) qui rappellent alors les *Aptandreæ*.

Comparés aux pollens isopolaires de *Heisteria*, ceux de *Chaunochiton*, ont une endexine relativement épaisse et la fleur ne possède que 5 étamines.

— Chez les *Aptandreæ* parasites, l'endexine est régulière, partout présente et relativement épaisse. Il n'y a qu'un cycle d'étamines soudées entre elles.

— Chez les *Anacoloseæ*, le pollen est colporé et présente peu d'endexine, surtout quand le tectum est lisse, dans ce cas, les fleurs ont des ovules entourés de deux téguments et un ovaire supère...; mais lorsque le pollen est colpé, il n'y a plus qu'un tégument autour de l'ovule et l'ovaire est semi-infère (Fagerlind, 1947)...; lorsque le pollen est poré, les ovules sont dépourvus de téguments, l'ovaire est semi-infère, et il y a parasitisme. Dans les

Pl. 20. — **Ximenia americana** L. : **1**, vue polaire, × 3000; **2**, membrane aperturale et réseau avec la structure infratectale grenue visible dans les mailles, × 10000. — **X. caffra** Sond. : **3**, × 3000; **4**, aperture complexe, × 3000; **5**, vue interne de l'endoaperture, × 3000. — **X. perrieri** Cav. & Ker. : **6**, perforation tectale dans un intercolpium, × 10000. — **X. parviflora** Benth.: **7**, vue polaire, × 2600. — **Harmandia mekongensis** Baill.: **8**, vue subpolaire, × 2200; **9**, détail de l'exine à l'aperture et vers un pôle, × 6000. — **Ongokea gore** (Hua) Engl. : **10**, pôle proximal, × 3250. — **Aptandra spruceana** Miers : **11**, vue subpolaire proximale et une aperture, × 3000; **12**, ectoaperture, × 6000. — **A. liriosmioides** Spruce : **13**, pôle distal, × 3000; **14**, ectoaperture, × 10000. — **A. zenkeri** Engl. : **15**, pôle proximal, × 2000; **16**, ectoaperture allongée parallèlement à l'équateur, × 8500. — **Worcesterianthus casearioides** Merr. : **17**, intercolpium, × 2600; **18**, aperture de face, × 5000.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18

genres où le pollen a des apertures généralement simples, l'endexine est régulière et épaisse sous tout le pollen, en particulier chez les grains porés, quelque soit l'aspect du tectum.

Dans cette série, il y a donc épaississement de l'endexine qui devient régulière, sans aucune corrélation avec l'ornementation du tectum, notamment dans les grains porés bréviaxes souvent hétéropolaires des genres parasites. Accompagnant ces variations polliniques, il y a réduction des deux cycles d'étamines à un seul, sans transition, donnant ainsi des étamines oppositipétales par perte du cycle externe ou alternipétales par perte du cycle interne (*Heisteria p.p.*). Les graines ont 2 cotylédons sauf une exception, *Heisteria*, qui en posséde 3 ou 4.

Dans ces deux séries polliniques, les tendances évolutives apparaissent identiques : réduction des cotylédons, des étamines, du nombre d'ovules et de leurs téguments, parasitisme, mais dans la série A (pollen généralement dépourvu d'endexine) seul le genre *Schœpfia* dont le pollen de toute une section a de l'endexine, atteint les niveaux les plus évolués, comparables à ceux de la série B (pollen avec endexine). La présence d'endexine apparaît donc comme un caractère dérivé.

L'évolution de ces deux séries serait ainsi parallèle avec apparition de l'endexine dans la série A et fort développement de celle-ci dans la série B (schémas 1 à 3).

Le genre *Minquartia* déjà considéré comme le plus archaïque par de nombreux caractères floraux et son type d'inflorescence montre donc également le type pollinique le moins différencié : colpé, isopolaire et dépourvu d'endexine.

CONCLUSIONS

Dans le pollen des *Icacinaceæ* nous avons montré que le tectum devient plus épais et complexe en même temps que l'exine interne est plus réduite; d'autre part, il y a simplification des apertures par perte de l'endexine, puis réduction de la sole entraînant sa disparition et développement des columelles qui sont d'abord très hautes, plus ou moins ramifiées, parfois plus ou moins remplacées par une structure grenue quand il n'y a plus de sole.

Dans le pollen des *Olacaceæ*, quand il y a simplification des apertures complexes, elles-mêmes dérivées d'apertures extrêmement simples sans endexine, c'est généralement l'inverse qui est observé : alors qu'il y a acquisition d'endexine d'abord aux apertures puis sous tout le grain là où le tectum est perforé et, enfin, partout quelque soit l'aspect du tectum, la sole devient continue (ex. *Schœpfia*) et régulière, notamment à sa face externe; la couche infratectale indifférenciée devient : — nettement grenue irrégulière avec de très nombreux grains soudés à la sole, puis régulière, les grains disposés sur une strate étant plus ou moins soudés à la sole et au tectum — ou columellaire, les columelles étant très largement soudées au tectum

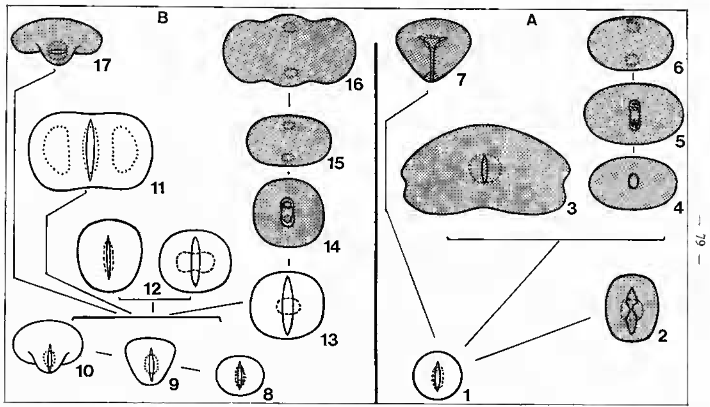


Schéma 1 : Série des pollens des **Olacaceæ** sans endexine (A) et avec endexine (B) d'après le contour des grains et leurs apertures, × 1000. — **Couleæ** : **1**, *Coula edulis* Baill. — **Ximenieæ** : **2**, *Ximenia perrieri* Cav. & Ker. — **Olaceæ** : **3**, *Olax benthamiana* Miq.; **4**, *Olax imbricata* Roxb.; **5**, *Ptychopetalum uncinatum* Anselmino; **6**, *Ptychopetalum anceps* Oliv. — **Schœpfieæ** : *Schœpfia parvifolia* Planch. (sect. *Codonium*). — **Heisterieæ** : **8**, *Heisteria densifrons* Engl.; **9**, *H. silvanii* Schwacke; **10**, *H. pallida* Engl. ; **11**, *Chaunochiton kappleri* (Sagot) Ducke. — **Anacoloseæ** : **12**, *Strombosia scheffleri* Engl.; **13**, *Scorodocarpus borneensis* Becc.; **14**, **15**, *Anacolosa pervilleana* Baill.; **16**, *Ptychopetalum diospyroidea* Cap. — **Aptandreæ** : **17**, *Aptandra zenkeri* Engl.

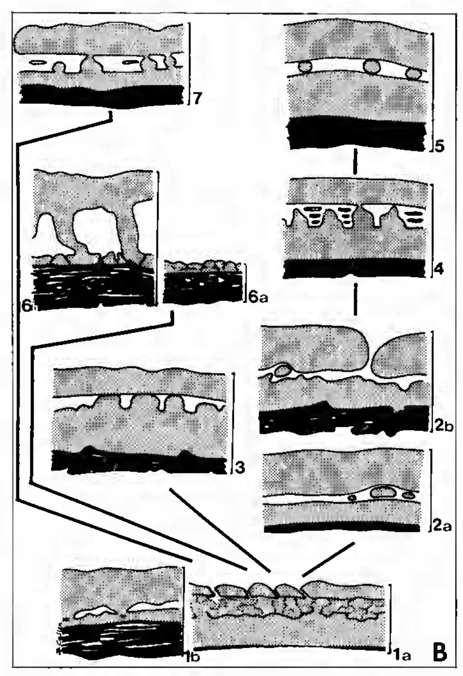


Schéma 2 : Série des pollens des **Olacaceæ** à endexine d'après la structure de l'exine dans l'intercolpium : **Heisterieæ** : **1**, *Heisteria parvifolia*; **a**, intercolpium; **b**, sous la marge et au pôle distal. — **Anacoloseæ** : **2**, *Scorodocarpus borneensis* : **a**, région à tectum lisse; **b**, région à tectum perforé; **3**, *Strombosia scheffleri*; **4**, *Anacolosa pervilleana*; **5**, *Phanerodiscus diospyroidea*. — **Heisterieæ** : **6**, *Chaunochiton kappleri* : **a**, *intercolpium*; **b**, sous la marge. — **Aptandreæ** : **7**, *Aptandra zenkeri*. — En pointillé, l'ectexine; en noir, l'endexine.

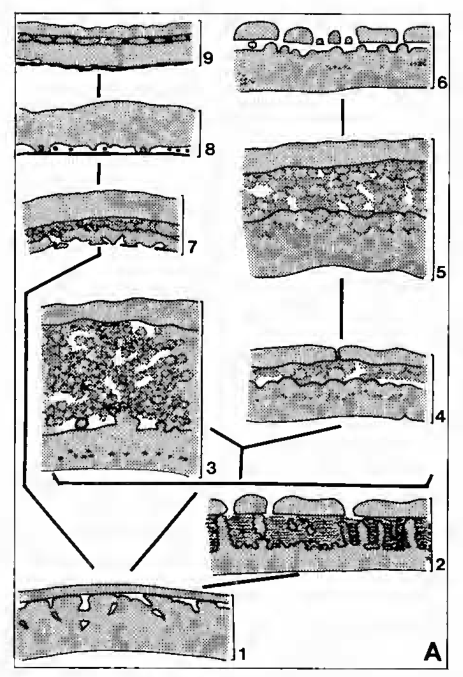


Schéma 3 : Série des pollens des Olacaceæ dépourvus d'endexine, d'après la structure de l'exine dans l'intercolpium à l'exception de 3 espèces de *Schœpfia* (fig. 9) : **Couleæ : 1,** *Coula edulis.* — **Ximenieæ : 2,** *Ximenia perrieri.* — **Olaceæ : 3,** *Olax stricta*; **4,** *Olax imbricata*; **5,** *Liriosma acuta*; **6,** *Ptychopetalum olacoides.* — **Schœpfieæ : 7,** *Schœpfia* sect. *Schœpfiopsis, S. jasminodora* (Feuer, 1977); **8,** sect. *Codonium, S. obliquifolia*; **9,** sect. *Schœpfia, S. fragrans* (Feuer, 1977). — En pointillé l'ectexine; en noir l'endexine.

(*Chaunochiton*). Seul le tectum lisse ou échinulé est massif; il devient irrégulièrement, puis très régulièrement et largement perforé (tendance au réseau) comme chez les *Icacinaceæ*. De plus, dans cette dernière famille comme dans le genre *Heisteria* (*Olacaceæ*), la sole présente le même aspect sous la marge : lisse et régulièrement amincie vers l'aperture; dans ces deux groupes les étamines sont ou peuvent être oppositipétales.

Le pollen des deux familles est bien distinct l'un de l'autre, notamment par la structure de la sole au niveau de la marge. Dans les *Icacinaceæ* il n'y a pas de pollen colpé primitif et les pollens bréviaxes sont dérivés comme les grains longiaxes et subsphériques, particulièrement nombreux dans cette famille.

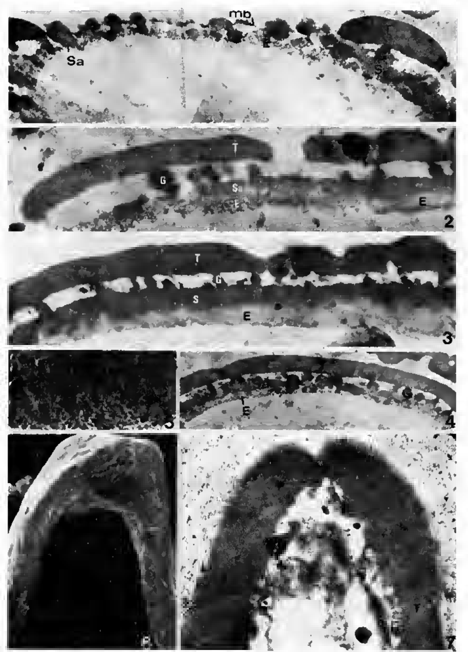
Lorsqu'il y a simplification des apertures dans ces deux familles, qu'il y ait périporie pour les grains équiaxes (ce qui équivaut probablement à la dipolaroporie des grains bréviaxes, GUINET, communication personnelle), ou colpie avec présence ou perte d'endexine, il y a augmentation de l'ornementation et complication de la structure du tectum.

Dans ces deux familles, la tendance à la gamopétalie semble corrélative de la complication de la structure de l'ectexine et notamment du tectum. Mais dans les *Icacinaceæ* il y a perte de l'endexine, puis de la sole, puis des columelles alors que dans les *Olacaceæ*, il y a apparition de l'endexine, développement et régularisation de la sole, acquisition de columelles. Les variations de structure de l'exine interne de la couche infratectale sont donc inverses dans les deux familles. Il en est de même des modifications des types aperturaux qui passent de colpé à colporé, puis à poré dans les *Olacaceæ*.

Peut-on attribuer cette évolution pollinique des *Olacaceæ* à la présence de parasitisme dans la famille? La différenciation de la structure de l'exine des *Icacinaceæ* rappelle celle des Célastrales (LOBREAU-CALLEN, 1975) et des Gentianales (NILSSON & SKVARLA, 1969) où il y a tendance à la perte de la structure columellaire après son grand développement. Les *Olacaceæ* s'en distinguent notamment par leur adaptation au parasitisme qui permet de les comparer à d'autres Dicotylédones parasites ou saprophytes dont l'ultrastructure de l'exine est bien connue telles que : les *Krameriaceæ* (LARSEN, 1964) et les *Gentianaceæ* (NILSSON & SKVARLA, 1969).

Le pollen des *Krameriaceæ* (1 genre, *Krameria*) est colporé et columellaire. La sole peu épaisse, est lamellaire et présente de nombreux hiatus très fréquents chez les *Rosideæ* (LOBREAU-CALLEN, 1977). L'endexine est particulièrement épaisse sous tout le pollen. Par les caractères de l'exine, en particulier de la forte épaisseur de l'endexine, la sole réduite, la couche infratectale columellaire, le pollen des *Krameriaceæ* rappelle celui des *Polygalaceæ* ainsi que celui des *Malpighiaceæ* à pollens périporés et des *Trigoniaceæ*, famille affine des *Polygalaceæ* (CRONQUIST, 1968).

NILSSON & SKVARLA (1969) ont pensé que la simplification de l'exine (tectum devenant lisse, couche infratectale columellaire remplacée par des grains qui eux-mêmes disparaissent; sole perdue) des *Gentianaceæ* saprophytes, en rapport avec la réduction des apertures était liée au mode de vie. Chez les *Olacaceæ*, beaucoup moins évoluées, il y a semble-t-il, à l'inverse,



Pl. 21. — **Aptandra zenkeri** Engl. : **1**, coupe méridienne dans une aperture, membrane aperturale verruqueuse, amas de sole sous chaque verrue, × 42000; **2**, coupe transversale de la marge, sole fragmentée en amas, × 42000; **3**, structure de l'exine à l'intercolpium, tendance à la structure columellaire de la couche infratectale, × 50000; **4**, coupe méridienne de l'exine passant par la marge, amas de la sole, × 20000. — **Schœpfia chinensis** Gardn. & Champ. : **5**, sole endosculptée vers l'endoaperture, × 5400; **6**, coupe transversale subéquatoriale d'un sillon, couche infratectale grenue, épaississement de la sole, × 5400. — **Schœpfia obliquifolia** Turcz. : **7**, coupe transversale subequatoriale d'un sillon, endexine, × 42000.

augmentation de la complexité de l'exine et apparition de l'endexine corrélées avec l'adaptation au parasitisme.

Il semble donc que l'adaptation au parasitisme et au saprophytisme n'entraîne pas nécessairement de simplification de l'exine, mais qu'elle correspond simplement à une évolution des structures exiniques selon les différents groupes étudiés. Ainsi, dans la comparaison entre *Icacinaceæ* et *Olacaceæ*, les variations ectexiniques du pollen des *Olacaceæ* sont en quelque sorte parallèles à celles mises en évidence dans les *Annonaceæ* (Le Thomas & Lugardon, 1976; Le Thomas, 1978), alors que celles du pollen des *Icacinaceæ* sont comparables par exemple à celles actuellement connues dans les *Asterideæ*. Nous avons déjà montré les affinités du pollen des *Icacinaceæ* avec celui des *Dilleniideæ* (Lobreau-Callen, 1977); il semblerait d'après cette étude comparative que celui des *Olacaceæ* (bréviaxie, absence d'ornementation etc.) serait davantage à rapprocher des *Rosideæ* (*sensu* Cronquist, 1968).

Remerciements : Nous remercions, M. le Professeur J.-F. Leroy, Directeur du Laboratoire de Phanérogamie ainsi que MM. les Conservateurs des Herbiers qui ont mis ce matériel d'étude à notre disposition.

Nous exprimons toute notre reconnaissance à Ph. Guinet, Directeur-adjoint du Laboratoire de Palynologie EPHE de Montpellier et à A. Le Thomas, Directeur-adjoint du Laboratoire de Phytomorphologie EPHE, pour les critiques constructives qu'ils ont bien voulu apporter à ce texte.

Les observations en microscopie électronique à transmission ont été réalisées au Laboratoire de Pathologie végétale du C.N.R.A. à Versailles grâce à l'obligeance de MM. les Directeurs P. Cornuet, F. Rapilly et de Mme E. Michon.

Les études en microscopie électronique à balayage ont été réalisées par Mlle Weber au Laboratoire de Paléontologie du Muséum dirigé par M. le Professeur Lehmann. Les cassures d'exine observées au MeB ont été réalisées en cryomicrotomie par Mlle Chalopin.

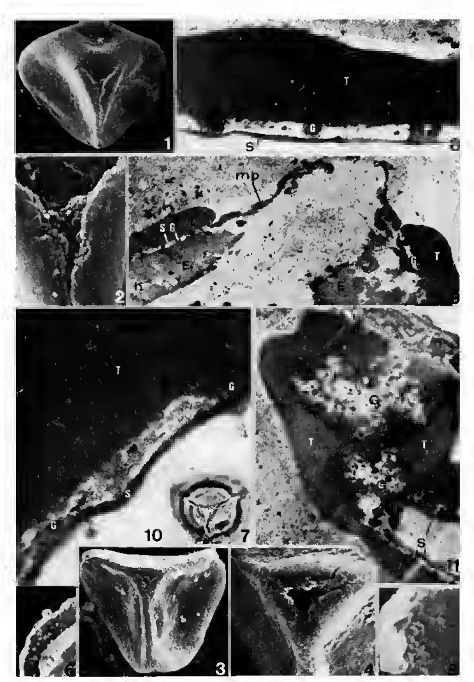
Liste des échantillons illustrés

Icacinaceæ

Desmostachys brevipes Engl. : Gabon, Le Testu 8468, P (Pl. 1, *2*, *3*). — *D. planchonianus* Miers : Madagascar, Perrier de la Bâthie 8684, P (Pl. 1, *1*). — *D. tenuifolius* Oliv. : Gabon, Hallé & Le Thomas 74, P (Pl. 1, *4*, *5*).

Olacaceæ

Anacolosa casearioides Cav. & Ker. : Madagascar, Capuron 22800 SF (Pl. 9, *1*). — *A. frutescens* Bl. : Java, Buwalda 3495, K (Pl. 9, *18*). — *A. grandiflora* Loes. : Brésil, Glaziou 17474, P (Pl. 9, *17*). — *A. griffithii* Mast. : Thaïlande, Kerr 14662, K (Pl. 9, *16*). — *A. ilicoides* Mast. : Thaïlande, Kerr 1192, K (Pl. 9, *9*). — *A. insularis* Christoph. : Samoa, Bristol 2483, K (Pl. 9, *11*). — *A. lutea* Gillespie : Fiji, Smith 914, K (Pl. 9, *15*). — *A. luzoniensis* Merr. : Philippines, Wenzel 3082, K (Pl. 9, *14*). — *A. papuana* Schellenb. : Iles Salomons, Gafin & al., BSIP 12780, K (Pl. 9, *10*). — *A. pervilleana* Baill. : Madagascar, Homolle 172, P (Pl. 9, *7*; 13, *6*; 14, *4*, *5*); Humbert 2719, P (Pl. 11, *12* à *14*; 14, *1* à *3*); Léandri 3614, P (Pl. 9, *5*, *6*, *8*). — *A. puberula* Kurz. var. *andamanica* : St Andaman, King's Coll., s.n., K (Pl. 9, *13*). — *A. uncifera* Louis & Boutique : Gabon, Le Testu 8293, P (Pl. 9, *12*; 11, *16*).



Pl. 22. — **Schœpfia jasminodora** Sieb. & Zucc. : **1**, aperture de face, × 2000; **2**, membrane recouvrant l'endoaperture, × 8000; **3**, pôle proximal, × 2000 ; **4**, syncolpie, × 4000. — **S. fragrans** Wall. : **5**, exine interne endosculptée vers l'aperture, × 6250; **6**, fracture de l'exine montrant la couche infratectale grenue, × 5000. — **S. ovata** Wight : **7**, pôle proximal, × 1000 (le trait indique la disposition de la coupe fig. 11). — **S. obliquifolia** Turcz. : **8**, coupe de l'exine dans un intercolpium, × 42000; **9**, coupe méridienne de l'exine passant par un pore, × 30000; **10**, détail de la couche infratectale et de la sole réduite à un feuillet, × 90000; **11**, coupe transversale passant par le pôle proximal (comme indiqué fig. 7), × 20000.

Aptandra liriosmioides Spruce : Amérique du Sud, Spruce 3000, P (Pl. 9, *23, 28, 29*; 20, *13, 14*). — *A. spruceana* Miers : Bolivie, Prance & al. 6092, K (Pl. 9, *27*), P (Pl. 9, *25*; 20, *11, 12*). — *A. zenkeri* Engl. : Cameroun, Breteler 838, P (Pl. 21, *1* à *4*); Zenker 332 P (Pl. 9, *26*); Gabon, Le Testu 8488, P (Pl. 20, *15, 16*).

Aptandropsis discophora Ducke : Brésil, Ducke 631, RB (Pl. 7, *1, 2*).

Brachynema ramiflorum Benth. : Brésil, Ducke 10551, K (Pl. 10, *13*; 19, *2*).

Cathedra grandiflora Loes. : Brésil, Glaziou 16712, P (Pl. 11, *9* à *11*). — *C. guianensis* Sandw. : Guyane anglaise, Forest department 5580, K (Pl. 5, *31*; 11, *6*). — *C. oblonga* Sleumer : Brésil, Ducke 24964, K (Pl. 9, *19*). — *C. rubricaulis* Miers : Brésil, Tatto 3, K (Pl. 9, *20*).

Chaunochiton kappleri (Sagot) Ducke : Brésil, Froes 1988, P (Pl. 8, 1-7); Krukoff 1922, K (Pl. 5, *1* à *3*). — *C. loranthoides* Benth. : Brésil, Wurdack & Adderley 42880, K (Pl. 5, *4, 5*; 6, *13* à *15*).

Coula edulis Baill. ; Côte d'Ivoire, Bernardi 8296, P (Pl. 3, *1* à *4*; 4, *1* à *5*); Cameroun, s. coll., s.n., P (Pl. 2, *1, 2*).

Curupira tefeensis Black : Amazonie, Black 47-1573, K (Pl. 2, *12*; 3, *10* à *12*).

Diogoa zenkeri (Engl.) Exell & Mendonça : Afrique, Touzet 30, P (Pl. 10, *10* à *12*). Gabon, Pierre 6642, P (Pl. 5, *10, 11*).

Harmandia mekongensis Baill. : Tonkin, Poilane 13228, P (Pl. 9, *30*; 20, *8, 9*).

Heisteria acuminata (H.B.K.) Engl. : Colombie, s. coll., s.n., P (Pl. 2, *13* à *15*). — *H. amazonica* Sleumer : Brésil, Ducke 24970, K (Pl. 2, *16*). — *H. brasiliensis* Engl. : Brésil, Ratter 2007, K et P (Pl. 2, *17* à *19*; 6, *1* à *4*). — *H. citrifolia* Engl. : Brésil, Eiten & Briten 3883, K (Pl. 2, *34* à *36*). — *H. cyanocarpa* Poepp. & Engl. : Brésil, Krukoff s.n., K (Pl. 2, *37-39*. — *H. densifrons* Engl. : Guyana, Jeanshave 6313, P (Pl. 2, *20, 21*). — *H. laxiflora* Engl. : Brésil, Glaziou 20824, P (Pl. 2, *22, 23*; 6, *5*). — *H. micrantha* Huber : Brésil, Spruce 933, P (Pl. 2, *24*). — *H. microcalyx* Sagot : Guyane, Oldeman 1125, P (Pl. 2, *25, 26, 33*; 6, *8*). — *H. minor* Glaz. : Brésil, Glaziou 10320, P (Pl. 2, *27*; 6, *6, 7*). — *H. ovata* Benth. : Brésil, Glaziou 14529, P (Pl. 2, *28*; 6, *9, 10*). — *H. pallida* Engl. : Brésil, Castelneau s.n., P (Pl. 2, *40* à *44*). — *H. parvifolia* Sm. : Congo, Trochain 11446, P (Pl. 7, *3* à *8*); Gabon, Le Testu 8317, P (Pl. 6, *11*); Liberia, Baldwin 10264A, K (Pl. 2, *29*). — *H. pentandra* Engl. : Brésil, Spruce 3301, P (Pl. 2, *30* à *32*). — *H. scandens* Ducke : Brésil, Ascher 7783, K (Pl. 2, *48*); Suriname, Lindeman 5183, U (Pl. 2, *45* à *47*). — *H. silviani* Schwacke : Brésil, Handro 40631, K (Pl. 2, *56*); Reitz & Klein 2217, U (Pl. 2, *49, 50*; 6, *12*). — *H. spruceana* Engl. : Brésil, Ducke 24969, K (Pl. 2, *51, 52*). — *H. surinamensis* Amsh. : Guyane anglaise, Forest Departement 4007, K (Pl. 2, *53, 54*). — *H. zimmereri* Engl. : Gabon, Le Testu s.n., P (Pl. 2, *55*).

Liriosma acuta Miers : Brésil, Ducke 23570, P (Pl. 15, *12, 13*; 16, *19, 20*; 18, *6* à *9*). — *L. crassa* Monach. : Guyane anglaise, Field RB 103 (Record 7927), K (Pl. 15, *8*). — *L. guianensis* Engl., Guyane anglaise, Field F 2945 (Record 6092), K (Pl. 15, *14*). — *L. singularis* (Vell.) Mackr. : Brésil, Souza & Ferreira 1388, K (Pl. 15, *9*).

Minquartia guianensis Aubl. : Guyane anglaise, Forest Department 2063, K (Pl. 2, *5*); Suriname; Elbourg LBB 9438, P (Pl. 2, *3, 4, 6*; 3, *5, 6*).

Ochanostachys amentacea Mast. : Borneo, Haviland 3473, K (Pl. 2, *7* à *10*); Scortechini s.n., P (Pl. 2, *11*); Sumatra, Forbes 3086, P (Pl. 3, *7* à *9*).

Olax acuminata Wall. : Birmanie, Pottinger s.n., CAL (Pl. 15, *4*); *O. andronensis* Baker : Madagascar, Capuron 8456 SF, P (Pl. 16, *4* à *6*). — *O. aphylla* R. Br. : Australie : Herb. Petit Thouars, Brown s.n., P (Pl. 16, *1* à *3*). — *O. benthamiana* Miq. : Australie, Holms s.n., PERTH (Pl. 17, *3, 4*); Pritzel 515, K (Pl. 17, *2*). — *O. eminensis* Bak. : Madagascar, Capuron 5692 SF, P (Pl. 15, *3, 9*). — *O. gambecola* Baill. : Mozambique, Barbosa 2158, P (Pl. 15, *11*). — *O. humbertii* Cav. & Ker. : Madagascar, Capuron 18559 SF, P (Pl. 15, *1*). — *O. imbricata* Roxb. : Philippines, Merrill 5036, P (Pl. 16, *7*); Montalban s.n., P (Pl. 18, *1* à *5*). — *O. lanceolata* Cav. & Ker. : Madagascar, Capuron 12677 SF, P (Pl. 15, *7*). — *O. nana* Wall. : Inde, Booth s.n., K (Pl. 16, *8, 9*). — *O. obtusifolia* Wild. : Tanganyika, Sensier 3160, K (Pl. 15, *5*). — *O. phyllanthyi* R. Br. : Australie, Brook s.n., MEL (Pl. 17, *5*). — *O. psittachorum* (Lam.) Vahl, Réunion, Friedmann 1578, P (Pl. 16, *10, 11*). — *O. retusa* Muell. : Australie, Gittings 627, MEL (Pl. 17, *6*). — *O. scandens* Roxb. : Inde, Sebastine 2765, CAL (Pl. 15, *2*). — *O. stricta* R. Br. : Australie, Strick s.n., Lab. Palyn. Montpellier (Pl. 17, *1*); Baume s.n., P (Pl. 17, *7* à *12*). — *O. wightiana* Wall. : Inde, Sedwick & Bell 3964, MH (Pl. 15, *6*).

Ongokea gore (Hua) Engl. : Liberia, Bos 2694, K (Pl. 9, *21, 22, 24*; 20, *10*).

Phanerodiscus diospyroidea Cap. : Madagascar, Capuron 11265 SF, P (Pl. 9, *3*; 11, *7, 8*; 13, *4, 5*). — *P. perrieri* Cav. var. *orientalis* Cav. & Ker. : Capuron 6320 SF, P (Pl. 9, *2, 4*; 11, *15*).

Ptychopetalum anceps Oliv. : Sierra leone, Jordan 2115, K (Pl. 15, *15, 16*; 16, *16*). — *P. olacoides* Benth. : Amazonie, Froes 29608, P (Pl. 15, *19* à *21*; 16, *17, 18*; 19, *3* à *6*). — *P. petiolatum* Oliv. var. *paniculatum* Engl. : Cameroun, Letouzey 9206, P (Pl. 16, *12* à *15*). — *P. petiolatum* Oliv. : Cameroun, Herb. Way, P (Pl. 15, *18*). — *P. uncinatum* Anselm. : Rio de Janeiro, Ducke 23853, K (Pl. 15, *17*).

Schœpfia sect. *Codonium* (Vahl) Endl. : *S. brasiliensis* A.DC. : Brésil, Hatschbach 23955, K (Pl. 15, *26, 27*). — *S. haitiensis* Urb. & Britt. : Haïti, Ekman 9077, K (Pl. 15, *22, 23*). — *S. obliquifolia* Turcz. : Ratter & al. 1281, P (Pl. 21, *7*; 22, *8* à *11*). — *S. obovata* Wright : Bahamas, Eggers 4246, K et P (Pl. 22, *7*). — *S. parvifolia* Planch. : Mexique, Ortega 910, K (Pl. 15, *25*). — *S. pringleri* Robx. : Mexique, Huston 1694, K (Pl. 15, *24*). — sect. *Schœpfiopsis* (Miers) Engl. : *S. chinensis* Gardn. & Champ. : Chine, Bodinier, 1051, P (Pl. 12, *5* à *7*; 21, *5, 6*); Yunnan, Manberg s.n., K (Pl. 15, *29*). — *S. jasminodora* Sieb. & Zucc. : Chine, Monberg s.n., P (Pl. 22, *1* à *4*). — Sect. *Schœpfia* : *S. fragrans* Wall. : Chine, Henry 12274 A, K (Pl. 15, *28*); Sørensen, Larsen & Hansen 6498, P (Pl. 22, *5, 6*).

Scorodocarpus borneensis Becc. : Peninsule malaise, King 2984, P (Pl. 5, *6* à *9*; 10, *1* à *3*; 12, *1* à *3*).

Strombosia glaucescens Engl. var. *lucida* Léonard : Sierra Leone, Richards 7161, K (Pl. 5, *19*). — *S. grandifolia* Hook. f. : Centrafrique, Tisserant 128, P (Pl. 5, *17, 18*; 10, *14, 15*). — *S. javanica* Bl. : Java, Cultivé à Bogor, Hochreutiner 98, P (Pl. 5, *20*); Singapour, Amkill Field 952, K (Pl. 5, *21*). — *S. philippinensis* (Baill.) Rolfe : Philippines, Borden 639, P (Pl. 11, *5*); Ramos 40912, K (Pl. 5, *30*). — *S. pustulata* Oliv. : Congo belge, Lebrun 1338 ,P (Pl. 11, *2, 3*); Deighton 6133, P (Pl. 5, *22*). — *S. scheffleri* Engl. : Ruanda-Urundi, Gathy 1822, P (Pl. 5, *24*; 11, *1, 4*; 12, *4*; 13, *1* à *3*); Tanganyika, Sembei 2939, K (Pl. 5, *26, 27*).

Strombosiopsis tetrandra Engl. : Cameroun, Breteler 2277, P (Pl. 5, *13*; 10, 7 à 9); Centrafrique, Tisserant 1404, P (Pl. 5, *12, 14*).

Tetrastylidium engleri Schw. : Brésil, Glaziou s.n., P (Pl. 5, *15, 16*), Glaziou 20213, K (Pl. 10, *4* à *6*).

Ximenia americana L. : Iles Fergusson, Brass 26025, K (Pl. 9, *32*); Mozambique, Le Testu 490, P (Pl. 20, *1, 2*). — *X. caffra* Sond. : Kenya, Adamson 10B, K (Pl. 9, *35*); Polhill & Paulo 696, P (Pl. 20, *4, 5*); Mozambique, Gomes & Sousa 4399, P (Pl. 20, *3*). — *X. elliptica* Forst. : Iles Tonga, Crosby s.n., K (Pl. 9, *31, 32*). — *Ximenia parviflora* Benth. : Mexique, Diguet s.n., P (Pl. 20, *7*); Pringle 3729, K (Pl. 9, *34, 36*). — *X. perrieri* Cav. & Ker. : Madagascar, Chauvet 134, P (Pl. 14, *6, 7*; 19, *1*; 20, *6*).

Références bibliographiques

Airy Shaw, H. K., 1966. — *in* J. L. Willis, *A dictionary of the flowering plants* and ferns, Cambridge Universisty Press, ed. 7.

Baillon, H., 1862-63. — Deuxième mémoire sur les Loranthacées, *Adansonia*, ser. 1, 79 p., *1 tab.*

Baillon, H., 1886. — La place de Minquartia d'Aublet, *Bull. mens. Soc. Linn. Paris:* 585-586.

Bentham, G., 1862. — Olacinaæ, *in* G. Bentham & J. D. Hooker, *Genera plantarum* 1 (1) : 342-358.

Black, G. A., 1948. — *Olacaceæ*, *in* G. A. Black & J. Murça Pires, Dois Gêneros Novos, Curupira e Frœsia, cino espécies novas, uma nova combinação, chuves e observacões sôbre plantas da região amazônica, *Bol. Tècn. Inst. Agron. Norte* 15 : 16-19, *1 tab.*

Cronquist, A., 1968. — *The evolution and classification of flowering plants*, Boston, 396 p.

Dahl, A. O. & Rowley, J. R., 1965. — Pollen of Degeneria vitiensis, *Jour. Arnold Arb.* 46 : 308-323.

DOYLE, J., 1969. — Cretaceous angiosperm pollen of the Atlantic Coastal Plain and its evolutionary significance, *Journ. Arn. Arb.* 50 : 1-35.

DOYLE ,J., VAN CAMPO, M. & LUGARDON, B., 1975. — Observations on exine structure of Eucommiidites and lower Cretaceous angiosperm pollen, *Pollen et Spores* 17 (3) : 429-486.

EMBERGER, L., 1960. — Les végétaux vasculaires, in M. CHADEFAUD & L. EMBERGER, Traité de Botanique, Masson, ed. 2 (1 et 2), 1539 p.

ENGLER, A., 1894. — Olacaceæ, *in* ENGLER, A. & PRANTL, K., *Die Natürlichen Pflanzenfam.* 3 (1) : 231-242.

ENGLER, A., 1897. — *Ibid.*, Nachträge zu 3 (1) : 144-149.

ERDTMAN, G., 1952. — *Pollen morphology and Plant taxonomy. Angiosperms. An Introduction to Palynology*, 1, Stockholm, 539 p.

ERDTMAN, G., 1969. — *Handbook of Palynology. An introduction to the study of pollen grains and spores*, Copenhagen, 486 p.

FAEGRI, K. & IVERSEN, J., 1964. — *Textbook of pollen analysis*, Copenhagen, ed. 2, 237 p.

FAGERLIND, F., VON, 1947. — Gynöceummorphologische und embryologische Studien in der Familie Olacaceæ, *Botaniska Notiser* 3 : 207-230.

FAGERLIND, F., VON, 1948. — Beiträge zur Kenntnis der Gynäceummorphologisch und Phylogenie der Santalales Familien, *Svensk Bot. Tidsk.* 42 (3) : 195-229.

FEUER, M., 1977. — *Pollen morphology and evolution in the Santalales s. str. a parasitic order of flowering plants*, Ph. D. dissertation University of Massachusetts, Amherst, 426 p.

FEUER, M., 1978. — Aperture evolution in the genus Ptychopetalum Benth., *Am. J. Bot.* 65 (7) : 759-763.

HICKEY, L. J. & WOLFE, J. A., 1975. — The bases of Angiosperm Phylogeny; vegetative morphology, *Ann. Miss. Bot. Gard.* 62 : 538-589.

HUTCHINSON, J., 1960. — *The families of flowering plants*, London, vol. 1, 510 p.

KUIJT, J., 1968. — Mutual affinities of Santalalean families, *Brittonia* 20 : 136-147.

KUIJT, J., 1969. — *The biology of parasitic flowering plants*, Univ. California Press, Berkeley and Los Angeles, 246 p.

LANJOUW, J., 1968. — *Compendium van de Pteridophyta en Spermatophyta*, Amsterdam and Utrecht, 342 p.

LARSON, D. A., 1964. — Further electron microscopic studies of exine structure and stratification, *Grana palynologica* 5 (3) : 265-276, *8 tab.*

LE THOMAS, A. & LUGARDON, B., 1976. — De la structure grenue à la structure columellaire dans le pollen des Annonacées, *Adansonia*, ser. 2, 15 (4) : 543-572.

LE THOMAS, A., 1978. — *Interprétation phylogénétique des Angiospermes primitives à la lumière des caractères ultrastructuraux du pollen des Annonacées africaines*, Thèse Doct. État, Montpellier, 150 p., *29 tab.*

LOBREAU-CALLEN, D., 1969. — Les limites de l' « ordre » des Célastrales d'après le pollen, *Pollen et Spores* 10 (3) : 499-555.

LOBREAU-CALLEN, D., 1971. — Icacinaceæ, *in* J. GUERS, D. LOBREAU-CALLEN, M.-Th. DIMON, J. MALEY, G. CAMBON-BOU, Palynologie Africaine, *Bull. Inst. Fond. Afr. Noire*, ser. A, 34 (2) : Pl. 226-231.

LOBREAU-CALLEN, D., 1972. — Le pollen des Icacinaceæ. I : Atlas, *Pollen et Spores* 14 (4) : 345-388.

LOBREAU-CALLEN, D., 1973. — Le pollen des Icacinaceæ. II : Observations en microscopie électronique, corrélations, conclusions, *Pollen et Spores* 15 (1) : 47-89.

LOBREAU-CALLEN, D., 1974. — Celastraceæ, Icacinaceæ, *in* Pollen et Spores d'Afrique Tropicale, *Travaux et Documents de Géographie tropicale* 16 : 78-85, 120-127.

LOBREAU-CALLEN, D., 1975 *a*. — *Les pollens des Célastrales et groupes apparentés*, Thèse Doct. État, Montpellier, 156 p., *50 tab.*

LOBREAU-CALLEN, D., 1975 *b*. — Les pollens colpés dans les Célastrales : interprétation nouvelle de l'aperture simple, *C.R. Acad. Sc., Paris* 280, ser. D : 2547-2550.

LOBREAU-CALLEN, D., 1976. — Ultrastructure de l'exine de quelques pollens de Célastrales et des groupes voisins, *Adansonia*, ser. 2, 16 (1) : 83-92.

LOBREAU-CALLEN, D., 1977. — Les pollens des Celastrales : Illustrations, Commentaires, *E.P.H.E., Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier* 3, 73 p., *43 tab.*

LOBREAU-CALLEN, D., 1978. — New interpretation of the variation of the exine structure of simple apertured pollen grains in the Celastrales, *IV Int. Palynol. Conf., Lucknow* (1976-1977), 1 : 185-188.
LOBREAU-CALLEN, D. (sous presse). — Variations morphologiques du pollen du genre Thesium (Santalaceæ), A.P.L.F., Symposium, 1979, *Mém. Museum.*
LOBREAU-CALLEN, D. & VILLIERS, J.-F. (1971). — A propos d'une note sur Acrocœlium congolanum Baill. (Icacinacées), *Adansonia*, ser. 2, 11 (1) : 135-139.
MAGUIRE, B., WURDACK, J. J. & HUANG, Y., 1974. — Pollen grains of some American Olacaceæ, *Grana* 14 : 26-38.
MANGENOT, G., 1973. — Données élémentaires sur l'Angiospermie, *Annales Univ. Abidjan*, ser. E, 4 (1), 233 p.
MIERS, J., 1851. — Ann. and Magaz. of nat. Hist., ser. 2, 3.
MIERS, J., 1854. — *Contributions to Botany.*
NILSSON, S. & SKVARLA, J., 1969. — Pollen morphology of saprophytic taxa in Gentianaceæ, *Ann. Miss. Bot. Gard.* 56 : 420-438.
PULLE, A. A., 1950. — *Compendium van de Terminologie, Nomenclatuur en Systematiek der Zaadplanten*, Utrecht, ed. 2.
REED, C., 1955. — The comparative morphology of the Olacaceæ, Opiliaceæ and Octoknemataceæ, *Mem. Soc. Broteriana* 10 : 29-79, *15 tab.*
ROWLEY, J. R. & PRIJANTO, B., 1977. — Selective destruction of the exine of pollen grains, *Geophytology* 7 (1) : 1-23.
SLEUMER, H., 1935. — Olacaceæ, *in* ENGLER, A. & PRANTL, K., *Die Natürlichen Pflanzenfam.*, ed. 2, 16 b : 5-32.
SLEUMER, H., 1942. — Icacinaceæ, *ibid.* 20 b : 322-396.
SLEUMER, H., 1969. — Materials towards the knowledge of the Icacinaceæ of Asia, Malesia and adjacent areas, *Blumea* 17 : 181-264.
SLEUMER, H., 1971. — Icacinaceæ, *Flora Malesiana*, ser. 1, 7 (1) : 1-87.
STAUFFER, H. U., 1961. — Zur Morphologie und Taxonomie der Olacaceæ-Tribu des Couleæ (Santalales — Studien, VIII), *Vierteljahrsschrift der Naturf. Ges. Zürich Jahrg.* 106 : 412-418.
TAKHTAJAN, A., 1969. — *Flowering plants ; origin and dispersal*, Oliver Boyd ed., Edinburg, 310 p.
TAKHTAJAN, A., 1973. — *Evolution und Ausbreitung der Blütenpflanzen*, Fischer ed., Jena, 189 p.
VAN CAMPO, M., 1966. — Pollen et Phylogenie. Les Bréviaxes, *Pollen et Spores* 8 (1) : 57-73.
VAN CAMPO, M., 1976. — Patterns of pollen morphological variation within taxa, *in* the Evolutionary significance of the exine, I.K. FERGUSON & J. MULLER ed., *Linn. Soc. Symp. Ser.* (1) : 125-137.
VAN CAMPO, M., 1978. — La face interne de l'exine, *Rev. of Palaeobot. Palynol.* 26 : 301-311.
VAN CAMPO, M. & LUGARDON, B., 1973. — Structure grenue infratectale de l'ectexine des pollens de quelques Gymnospermes et Angiospermes, *Pollen et Spores* 15 (2) : 171-187.
WALKER, J. & DOYLE, J., 1975. — The bases of angiosperm phylogeny: palynology, *Ann. Miss. Bot. Gard.* 62 (3) : 664-723.
WETTSTEIN, R., 1934. — *Handbuch der Systematichen Botanik*, F. Deuticke, Leipzig und Wien, 1152 p.

Laboratoire Associé du C.N.R.S. n° 218.
Laboratoire de Phytomorphologie
générale et expérimentale
de l'E.P.H.E. — PARIS

NOUVELLES ESPÈCES DE SLOANEA (ELÆOCARPACEÆ) EN NOUVELLE-CALÈDONIE

C. TIREL

TIREL, C. — 30.05.1980. Nouvelles espèces de Sloanea (Elæocarpaceæ) en Nouvelle-Calédonie, *Adansonia*, ser. 2, 20 (1) : 91-106. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : L'auteur adopte la position de A. C. SMITH et celle de M. COODE en ce qui concerne plusieurs mises en synonymie en particulier celle d'*Antholoma* avec le genre *Sloanea*. Dans le matériel récolté recemment en Nouvelle-Calédonie par H. S. MACKEE, 6 espèces nouvelles ont été identifiées et sont décrites.

ABSTRACT: Most of the synonymy proposed by A. C. SMITH and M. COODE is adopted and particularly sinking *Antholoma* into the genus *Sloanea*. Studying the material of New-Caledonia recently collected by H. S. MACKEE, the author recognizes 6 new species and describes them.

Christiane Tirel, Laboratoire de Phanérogamie, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

En 1800, LABILLARDIÈRE donne le nom d'*Antholoma*[1] à « l'un des plus beaux arbustes » de Nouvelle-Calédonie, remarquable par ses fleurs à corolle « d'une seule pièce en forme de godet » et désigne l'espèce-type *A. montana*. Depuis on a décrit seulement deux espèces néo-calédoniennes : *A. billardieri* Vieillard (1865) et *A. haplopoda* Guillaumin (1920).

Ce taxon est également représenté en Nouvelle-Guinée et c'est au cours de la révision des *Elæocarpaceæ* de ce pays que A. C. SMITH décide la mise en synonymie d'*Antholoma* avec le genre *Sloanea*. Ce point de vue auquel nous nous rallions, implique une conception très large du genre *Sloanea* englobant d'autres genres de l'ancien monde : *Phœnicosperma* Miq., *Echinocarpus* Bl., *Anoniodes* Schltr. Cette opinion est fondée sur le raisonnement suivant :

— Des combinaisons de caractères à tous les degrés existent parmi les espèces rapportées à *Phœnicosperma* ou *Echinocarpus ;* les limites sont trop floues pour permettre la séparation des deux genres.

— Les différences entre *Echinocarpus*, *Anoniodes* et *Antholoma* (genres que retient SCHLECHTER) ne sont pas d'une amplitude supérieure à celles observées au sein du genre *Sloanea s. str.* c'est-à-dire les espèces du continent américain; il paraît donc logique de ne pas accorder à ces caractères une valeur supérieure à celle de barrière de section.

1. LABILLARDIÈRE range le genre nouveau dans la famille des Plaqueminiers c'est-à-dire les Ébenacées; c'est PLANCHON qui, en 1854, lui reconnaîtra sa place au sein des Elæocarpées-Tiliacées.